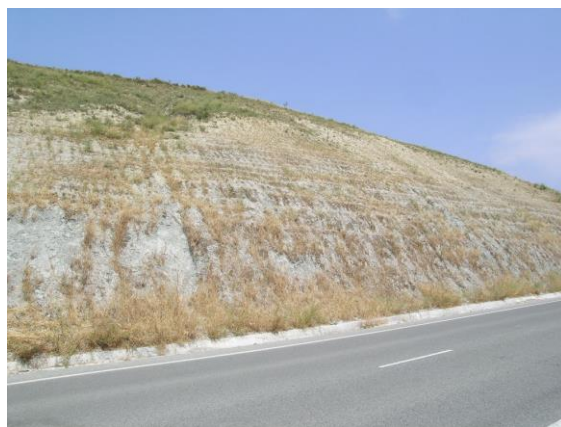


Colonización a largo plazo en taludes de carretera hidrosembrados en Navarra (España)



Máster Universitario en Restauración de Ecosistemas

Curso 2019-2020

Presentado por: Idoia Razquin Goñi

Director: Dr. Ricardo Ibáñez Gastón

Tutor académico: Dr. José M^a Rey Benayas

En Alcalá de Henares a 30 de Octubre de 2020

AGRADECIMIENTOS

A Ricardo Ibáñez, quien ha dirigido este trabajo desde el principio hasta el final, me ha sugerido bibliografía que consultar, me ha ayudado con las cuestiones de estadística, ha sido mi compañero en los muestreos de campo y sobre todo me ha permitido poder trabajar a su lado. Como su antigua alumna sus consejos y reconocimientos a mi trabajo, no solo han sido una gran motivación para la realización de este trabajo, también me han ayudado a ser consciente de mis capacidades y saber que puedo lograr mucho más de lo que imaginaba.

A mis compañeras de máster Alexandra, Carmen y Conchita, por estar siempre ahí cuando las necesitaba, haciéndome reír en la distancia y resolviendo todas mis dudas por muy absurdas que fueran.

A mi antigua compañera de grado Paula Aldaz, que por muy agobiada que estuviese con su propio TFM siempre ha podido sacar tiempo para mí y decirme las palabras que necesitaba escuchar para desestresarme (espero que haya sido recíproco).

Y sobre todo a mi familia, mis padres, mi hermano y mi prima Iranzu, por soportar todos mis diferentes estados de ánimo durante el desarrollo de este trabajo y ser mi punto de desconexión. Mención especial mis padres, José Antonio y Raquel, quienes han estado siempre a mi lado apoyándome y me han enseñado a valorarme más a mí misma, sin vosotros nunca lo habría logrado.

¡Muchas gracias!

ÍNDICE

RESUMEN/ABSTRACT.....	1
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1. El caso de los taludes de carreteras.....	5
2. MATERIAL Y MÉTODOS	9
2.1. Zonas de estudio: Elección y características de los taludes	9
2.2. Diseño del estudio y método de muestreo	11
2.2.1. <i>Material empleado y fechas de muestreo</i>	13
2.3. Metodología de análisis.....	13
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	16
3.1. Colonización de las especies en función de la distancia a la fuente de diásporas...	16
3.2. Evolución temporal de la colonización en los taludes	23
CONCLUSIONES.....	32
BIBLIOGRAFÍA	33
ANEXO	40

RESUMEN

Los taludes de desmonte resultantes de la creación de carreteras son ambientes hostiles con unas características poco deseadas que se ven mejoradas con la colonización de las plantas a lo largo del proceso de sucesión vegetal. Esta colonización depende de tres factores principales, la disponibilidad de semillas, la disponibilidad de micrositios seguros y el comportamiento de las especies. El objetivo de este trabajo es estudiar la evolución a largo plazo de la colonización en distintos taludes de desmonte y comprobar los cambios en los patrones de colonización de las especies con el paso del tiempo. Para ello, se han empleado cuatro taludes de desmonte, previamente hidrosembrados, localizados en distintos puntos de Navarra, todos ellos con unas características ambientales similares y de los cuales se disponía de datos previos. En estos taludes, mediante el empleo de cuadrados permanentes, se midieron la frecuencia de cada especie y la distancia al límite superior del talud. Para los datos obtenidos se calcularon los correspondientes modelos que permitieron visualizar los patrones de colonización de las distintas especies estudiadas. La mayoría de las especies estudiadas disminuyeron en su abundancia conforme se alejaban de la cabecera del talud, evidenciando su papel como principal fuente de diásporas y una limitación en la llegada diásporas a las partes más alejadas. Sin embargo, otras especies presentaron una colonización uniforme a lo largo del talud, lo que parece descartar que las diásporas limiten la colonización y que ésta sólo esté limitada por la falta de micrositios favorables para ser colonizados por dichas especies. En el presente estudio hemos podido comprobar que, con el paso de los años, la proporción de especies con una distribución uniforme en los taludes de desmonte ha aumentado, evidenciando un cambio en el principal factor limitante de la colonización, que pasaría de una limitación por diásporas en los primeros años a una limitación por micrositios en etapas más avanzadas de la sucesión vegetal. Además, la abundancia de las especies tiende a aumentar, pero lo hace muy lentamente y parece ser resultado de las distintas capacidades de colonización y del crecimiento vegetativo de los individuos en lugar de un aumento en el número de ejemplares.

Palabras clave: Diásporas, evolución temporal, micrositios, modelos de colonización, restauración, taludes de carretera, Navarra, España.

ABSTRACT

The roadslopes resulting from the creation of roads are hostile environments with undesirable characteristics which are improved by the colonization of plants throughout the process of plant succession. This colonization depends on three main factors, the availability of seeds, the availability of safe microsites and the behavior of the species. The aim of this work is to study the long-term evolution of colonization on different roadslopes and to verify the changes in the colonization patterns of the species over time. To this end, four roadslopes, previously hydroseeded, located in different parts of Navarre, have been used, all of them with similar environmental characteristics and for which previous data were available. On these roadslopes, using permanent squares, the frequency of each species and the distance to the upper limit of the roadslope were measured. For the data obtained, the corresponding models were calculated, which allowed us to visualize the colonization patterns of the different species studied. Most of the studied species decreased in abundance as they moved away from the head of the roadslope, evidencing their role as the main source of seeds and a limitation in the arrival of seeds to the most distant parts. However, other species presented a uniform colonization along the slope, which seems to rule out that diaspores limit colonization and that colonization is only limited by the lack of favorable microsites to be colonized by these species. In the present study we have been able to verify that, over the years, the proportion of species with a uniform distribution on roadslopes has increased, evidencing a change in the main factor limiting colonization, which would move from a limitation by seeds in the early years to a limitation by microsites in more advanced stages of plant succession. In addition, the abundance of the species tends to increase, but it does very slowly and it seems to be the result of the different colonization capacities and vegetative growth of the individuals rather than an increase in the number of specimens.

Keywords: Seeds, temporal evolution, microsites, colonization models, restoration, roadslopes, Navarra, Spain.

1. INTRODUCCIÓN

La composición y estructura de las comunidades vegetales es dinámica, cambia a lo largo del tiempo. Este dinamismo, le permite a la comunidad recuperarse tras una perturbación. Se entiende por perturbación un evento que limita la biomasa vegetal y genera una destrucción total o parcial, o bien un cambio en las condiciones del medio que interfiere el funcionamiento normal en un sistema biológico (Loidi *et al.*, 2011). Cuando tiene lugar una perturbación, en el lugar afectado por ella, se pone en marcha el proceso de sucesión, entendido como el cambio gradual y direccional en la composición o estructura de la comunidad a lo largo del tiempo (Smith & Smith, 2007). Dependiendo de la intensidad de la perturbación y, en consecuencia, del estado de la vegetación, se distinguen dos tipos de sucesión: la sucesión primaria, no hay restos vegetales a partir de los cuales la vegetación pueda desarrollarse de nuevo (p.ej., tras erupciones volcánicas) y, la sucesión secundaria, en la que hay restos vegetales a partir de los cuales la vegetación puede desarrollarse (p. ej., tras incendios o abandonos de campos de cultivo) (Barbour *et al.*, 1999).

La sucesión comienza con la fase de colonización, que incluye desde la llegada de las semillas hasta el establecimiento de las plantas (Valladares *et al.*, 2011). La colonización depende de tres factores principales, la disponibilidad de semillas, la disponibilidad de micrositios seguros y el comportamiento de las especies (Pickett *et al.*, 2013). En primer lugar, la disponibilidad de semillas depende de su capacidad de sobrevivir a la perturbación, generalmente formando el banco de semillas del suelo, o su habilidad de alcanzar el lugar afectado (Leck *et al.*, 1989; Willson & Traveset, 2000; Stearns & Likens, 2002; Pickett *et al.*, 2013), fenómeno este último conocido como dispersión. La llegada de semillas a través de la dispersión está determinada por las características de las especies, la distancia a la fuente de diásporas y la actividad de los vectores bióticos (p. ej., animales) o abióticos (p. ej., viento) que transportan las semillas (Pickett *et al.*, 2013). Al conjunto de especies presentes en un lugar resultado de la combinación de especies ya presentes y de especies dispersadas, se le denomina pool de especies (Smith & Smith, 2007). Sin embargo, la presencia de estas semillas no asegura su germinación y posterior establecimiento (Alborch *et al.*, 2003; Tormo *et al.*, 2006; Valladares *et al.*, 2011). Por ello, es necesaria la disponibilidad de micrositios

seguros para su establecimiento. Las perturbaciones modifican las superficies y en ellas se crean y descubren micrositios seguros adecuados para que las semillas germinen (Pickett *et al.*, 2013). Además, la perturbación determina la cantidad de recursos disponibles en los micrositios (Baeten *et al.*, 2010; Shipley, 2010; Pickett *et al.*, 2013), pudiendo favorecer la germinación de unas especies frente a otras. Por último, el comportamiento de las especies hace referencia a las diferentes estrategias que utilizan las especies para adquirir recursos, crecer, persistir y reproducirse (Luken, 1990; Bazzaz, 1996; Loreau, 1998; Pickett *et al.*, 2013) así como las interacciones entre ellas. En un ambiente afectado por una perturbación donde las condiciones ambientales en los micrositios no son favorables, las especies están sometidas a condiciones de estrés como la falta de nutrientes y materia orgánica o la escasez de agua disponible. Cuando en el pool de especies existen especies que comparten los mismos recursos limitados, tiene lugar el fenómeno de competencia. Como resultado de la misma, aquellas especies con una mayor capacidad de competir sobrevivirán y colonizarán el ambiente. Sin embargo, si las condiciones ambientales son muy desfavorables la competencia se reduce y toma importancia la facilitación, situación en la que una especie se beneficia con la presencia o acción de otras. Generalmente, en el caso de la sucesión, las especies tempranas o pioneras modifican el ambiente, mejorando sus condiciones y haciéndolo más adecuado para las especies más tardías (Smith & Smith, 2007).

En definitiva, la sucesión es resultado de la presencia de especies y/o sus semillas que puedan colonizar, la disponibilidad de micrositios creados o descubiertos por la perturbación y, las interacciones tanto de competencia como de facilitación que ocurren entre las especies. Sin embargo, aunque el concepto de sucesión sugiere una direccionalidad, hay que destacar que cada perturbación, las superficies resultantes y la historia y características del pool de especies son únicas de cada lugar y en consecuencia dan resultado a una trayectoria de sucesión única (Walker & del Moral, 2003; Cramer & Hobbs, 2007; Myster, 2008; Koniak & Noy-Meir, 2009; Baeten *et al.*, 2010; Peters *et al.*, 2011; Pickett *et al.*, 2013).

1.1. El caso de los taludes de carreteras

La creación de infraestructuras lineares, como las carreteras, genera una serie de impactos sobre los ecosistemas por los que transcurre, siendo el mayor impacto la creación de taludes (Bochet & García-Fayos, 2004). Las técnicas utilizadas para su construcción suponen realizar grandes movimientos de tierra que dan lugar a estos taludes, superficies desnudas e inclinadas expuestas por primera vez a las condiciones atmosféricas (Jiménez *et al.*, 2011) con unas características hidrológicas y geomórficas gravemente alteradas (Arenas *et al.*, 2015). Según su origen, se pueden distinguir dos tipos de taludes, los taludes de terraplén, originados por el aporte de material, y los taludes de desmonte, originados por la eliminación de material (Ibáñez, 1998; Etxeberria & Ibáñez, 2005). Las condiciones en estos últimos son más desfavorables para la posterior revegetación pues la eliminación de material hace que estas superficies carezcan parcial o totalmente de suelo, así como del banco de semillas presente en él (Valladares *et al.*, 2011).

Esta falta de vegetación preexistente y la pronunciada inclinación de los taludes de desmonte favorecen la aparición de fenómenos de erosión. Esta erosión del suelo reduce la cobertura vegetal y la diversidad de especies, derivando en un deterioro de las comunidades vegetales (Thornes, 1990; Lázaro Suau, 1995; Tsuyuzaki & Titus, 1996; Guerrero-Campo & Montserrat-Martí, 2000; Guerrero-Campo *et al.*, 2008). Además, la erosión tiene la capacidad de eliminar las semillas y las plántulas mediante la escorrentía y puede modificar las propiedades del suelo, lo que dificulta la germinación y el establecimiento de las especies (Cerdà & García-Fayos, 1997; García-Fayos & Cerdà, 1997; Bochet *et al.*, 1999; Cerdà & García-Fayos, 2002; Aerts *et al.*, 2006; Bochet *et al.*, 2009). No obstante, la presencia de vegetación es importante debido a las diversas funciones que realiza en el talud como control de la pérdida de suelo y la escorrentía (Snelder & Bryan, 1995; Andrés & Jorba, 2000; Tormo *et al.*, 2006), disminución de los costes de mantenimiento de las carreteras, proporción de una estética agradable, reducción del viento o creación de hábitat para los animales (Forman *et al.*, 2003; Etxeberria & Ibáñez, 2005).

De manera natural, la aparición de especies en los taludes de desmonte está dirigida por la lluvia de semillas procedente de la vegetación del entorno (Mola *et al.*, 2009), generalmente de la zona situada en la cabecera del talud, que actúa como fuente de diásporas (Valladares *et al.*, 2011; Arenas *et al.*, 2015). Sin embargo, debido a que las condiciones en el talud son muy hostiles para que tenga lugar una colonización espontánea y rápida (Bochet *et al.*, 2010), es necesario aplicar técnicas de restauración para acelerar el proceso de colonización vegetal (Valladares *et al.*, 2011). Entre las prácticas más comunes de restauración para mejorar las condiciones ambientales de los taludes se encuentran la aplicación de mulches (Brofas & Varelides, 2000; Valladares *et al.*, 2011), fertilizantes (Petersen *et al.*, 2004; Valladares *et al.*, 2011), enmiendas organizas (de Ona & Osorio, 2006; Valladares *et al.*, 2011) o tierra vegetal (Balaguer, 2002; Valladares *et al.*, 2011). Pero para resolver la cuestión de la escasa disponibilidad de semillas y facilitar el proceso de sucesión, se recurre a la adición de semillas mediante hidrosiembra (Bochet & García-Fayos, 2004; Jiménez *et al.*, 2011; Valladares *et al.*, 2011). Con esta técnica se busca obtener de manera rápida una cubierta vegetal que proteja el suelo y para lograrlo se emplean semillas de especies comerciales con un crecimiento rápido y un bajo coste económico (Merlin *et al.*, 1999; Matesanz *et al.*, 2006; Mola *et al.*, 2009). El problema de estas especies comerciales es que se seleccionan según criterios estéticos y económicos sin tener en consideración las cuestiones ecológicas como la edafología, la geografía o el clima (Matesanz & Valladares, 2007). En consecuencia, debido a que las especies comerciales no están adaptadas a las condiciones ambientales, la hidrosiembra fracasa (Mitchley *et al.*, 1996; Cerdá & García-Fayos, 1997; García-Fayos & Cerda, 1997; Kil *et al.*, 2016). En el caso concreto de los ambientes mediterráneos la hidrosiembra fracasa debido fundamentalmente a los largos periodos de sequía y a las lluvias intensas que eliminan las semillas (Bochet & García-Fayos, 2004). Por todo esto, se está enfatizando en las ventajas de usar especies nativas para restaurar los taludes (HarperLore, 1996; Brindle, 2003; Petersen *et al.*, 2004; Matesanz & Valladares, 2007; Valladares *et al.*, 2011).

En relación con estas técnicas de restauración, algunos autores defienden que, en ambientes mediterráneos, el establecimiento de la vegetación está limitado por la disponibilidad de micrositios seguros (Leibold *et al.*, 2004; Jiménez *et al.*, 2011) y no por la disponibilidad de semillas (Andrés & Jorba, 2000; García-Fayos & Gasque, 2006; Tormo *et al.*, 2006; Mola *et al.*, 2009; Bochet *et al.*, 2010; Jiménez *et al.*, 2011), pues su llegada en estos ambientes está garantizada. La existencia y la calidad de estos micrositios seguros para la germinación de las semillas dependen de la inclinación del talud y de las características del suelo (Aronson *et al.*, 1993; Jiménez *et al.*, 2011). No obstante, algunos estudios recientes sugieren que modificaciones en la superficie del talud, como la realización de pequeñas perforaciones, puede aumentar la disponibilidad de estos micrositios seguros (Bochet *et al.*, 2009; Jiménez *et al.*, 2011). Por ello, además de para aumentar la disponibilidad de semillas, las técnicas de restauración deben dirigirse a aumentar la disponibilidad de micrositios seguros y mejorar su calidad al menos en las primeras etapas de la colonización (Jiménez *et al.*, 2011).

En relación con los factores limitantes de la colonización, Etxeberria & Ibáñez (2005) observaron que en taludes de desmonte jóvenes (dos años de edad), existía un gradiente de colonización a lo largo del talud que comenzaba en la cabecera del talud. Esto es, en las partes más cercanas a la cabecera la abundancia de las especies era mayor que en las zonas inferiores, reforzando la idea de que la vegetación presente en la cabecera actuaba como principal fuente de diásporas y que en los primeros años desde la creación del talud la disponibilidad de semillas limita la colonización. A su vez, vieron que en taludes más antiguos (15 años de edad), la limitación de la colonización por la disponibilidad de micrositios seguros gana importancia pues el gradiente desaparece y la abundancia de las especies es uniforme a lo largo del talud. Es decir, en las zonas superiores las especies no ocupan más micrositios seguros, su abundancia aumenta como resultado del crecimiento de los individuos. En consecuencia, los micrositios seguros de las zonas más alejadas de la fuente de diásporas tienen mayor probabilidad de ser colonizadas y por ello la abundancia de las especies en esta zona inferior aumenta, dando como resultado una abundancia de las especies que se va igualando a lo largo del talud de desmonte.

Este trabajo surge ante un contexto de restauración de taludes donde el seguimiento de la efectividad de la hidrosiembra suele durar de unos meses a unos pocos años tras su aplicación (Andrés *et al.*, 1996; Andrés & Jorba, 2000; Bochet & García-Fayos, 2004; Matesanz *et al.*, 2006). Además, a pesar de que en los últimos años han aumentado estos estudios de seguimiento (Choi, 2007; Arenas *et al.*, 2015), es notable la falta de estudios de la evolución temporal a largo plazo de estos ambientes (Parker, 1997; Novák & Prach, 2003; Manning, Lindenmayer & Fischer, 2006; Arenas *et al.*, 2015). Del mismo modo, tampoco existen estudios que explique y demuestren estos cambios en el patrón de colonización, especialmente los cambios a medio y largo plazo temporal (Etxeberria & Ibáñez, 2005).

Por ello, el principal objetivo de este trabajo es estudiar la evolución a largo plazo de la colonización en distintos taludes de desmonte. Junto con este objetivo se presenta un objetivo secundario que quiere responder a una hipótesis planteada. Considerando como cierta la idea de que la vegetación ubicada en la cabecera de los taludes actúa como la principal fuente de diásporas, se pretende comprobar si es cierta la hipótesis de que en taludes antiguos predominan las especies con una distribución uniforme a lo largo del talud, pues esto demostraría que con el paso del tiempo la principal limitación para la colonización es la disponibilidad de micrositios seguros para las especies colonizadoras.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Zonas de estudio: Elección y características de los taludes

El estudio se realizó a lo largo del verano de 2020 en cuatro taludes de desmonte con unas características ambientales similares, de tal manera que las variables con la capacidad de modificar el grado de colonización vegetal se veían reducidas y así obtener unas condiciones para la colonización similares para los distintos taludes.

Los taludes empleados se ubican en las localidades de Gurpegui (42° 50' 42'' N y 1° 24' 50'' W), Badostáin (42° 47' 57'' N y 1° 36' 9'' W) e Idocin (Idocin A, 42° 40' 53'' N y 1° 27' 57'' W, e Idocin B, 42° 40' 44'' N y 1° 27' 31'' W), a 35, 5 y 20 km al este de Pamplona (Navarra, España) respectivamente (Figura 1). La fecha de creación fue diferente entre los distintos taludes. El talud de Gurpegui fue creado en 1988 como resultado de la construcción de una antigua plataforma de hormigón para un sondeo petrolífero. El talud de Badostain se creó durante las obras de mejora de la carretera NA-2303 en el año 2000. Por su parte, los dos taludes de Idocin se crearon en 2007 durante las obras de construcción de la Autovía del Pirineo A-21.

En el momento en el que se realizó el muestreo en 2020, los taludes de Gurpegui y Badostáin tenían 32 y 20 años respectivamente, por lo que pueden considerarse taludes en una fase de desarrollo avanzada, mientras que los taludes de Idocin tenían 13 años, considerándose que están en una fase de desarrollo intermedia.



Figura 1. Localización de los puntos de muestreo respecto a Pamplona (A). Las ubicaciones señaladas en el mapa principal se muestran en más detalle en las imágenes inferiores: Badostáin (B), Gurpegui (C), Idocin A e Idocin B (D y E respectivamente). En los cuatro taludes se indica mediante un recuadro negro la zona de estudio con mayor exactitud.

Estos taludes son particularmente similares en las características ambientales relacionadas con la llegada de diásporas y el establecimiento de estas. Debido al desmonte del terreno el banco de semillas ha desaparecido, por lo que la llegada de estas diásporas ocurre a través de la lluvia de semillas. En todos los taludes, en la cabecera de estos, existe un matorral que podría actuar como principal fuente de diásporas y cuya composición de especies es relativamente similar en los distintos taludes. Este matorral, propio de terrenos bajos, no cultivados y de orientación sur en la Cuenca de Pamplona, pertenece a la asociación *Thymelaeo ruizii-Aphyllanthes monspeliensis* (Peralta, 2010; Vedia, 2011). Algunas de las especies características de este matorral son *Genista scorpius*, *Dorycnium pentaphyllum* y *Thymus vulgaris*, que conviven con *Erica vagans*, *Coronilla minima*, *Juniperus communis*, *Buxus sempervirens*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Koeleria vallesiana*, *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum* subsp. *rupestre*, *Brachypodium retusum* o *Carex flaca* entre otras. Cabe destacar que cuando el suelo se erosiona, la composición florística del matorral se enriquece con especies más xerófilas (Peralta, 2010). En los taludes se llevaron a cabo tratamientos de hidrosiembra, lo que supone un aporte de semillas artificial, algunas de ellas de especies no autóctonas. En Gurpegui la hidrosiembra tuvo lugar en marzo y octubre del año 2000, en Badostáin se ejecutó en septiembre y octubre de 2001, y en ambos taludes de Idocin se realizó en octubre de 2008.

Los taludes fueron creados sobre un sustrato margoso (flysch margoso en Gurpegui), presentan una pendiente pronunciada y una orientación sur. Según la clasificación bioclimática de Rivas-Martínez (1987) el clima de las localidades donde se ubican los taludes corresponde a la variante submediterránea del bioclima Templado oceánico, caracterizado por una precipitación media anual de 900-1000 mm y una temperatura media de unos 12°C.

2.2. Diseño del estudio y método de muestreo

Para la realización de este estudio se siguió el mismo diseño empleado por Etxeberria & Ibáñez (2005) y Vedia (2011), quienes estudiaron estos mismos taludes con anterioridad. La existencia de estos estudios previos nos permitió tener información sobre la evolución de los taludes a lo largo del tiempo. Además, de esta manera, nos

aseguramos poder trabajar con los datos de la misma manera y comparar los resultados.

Para realizar el muestreo se emplearon cuadrados permanentes debido a que este método permite estudiar la sucesión vegetal a lo largo del tiempo (Bakker, 1996; de Bello *et al.*, 2020). Estos cuadrados permanentes de muestreo de 1 m² fueron marcados en el terreno distribuidos en cinco series o transectos (A, B, C, D, E), todas ellas siguiendo el posible gradiente de colonización que iría de la zona superior a la zona inferior del talud. En cada serie se disponen un cuadrado de referencia en la cabecera (A0-E0) y seis cuadrados de talud (A1, ..., A6-E1, ..., E6) (Figura 2). Los cuadrados en la posición 0, 3 y 5 no se muestrean, de esta manera se reduce el esfuerzo de muestreo. Como resultado del diseño, en cada serie hay un total de cuatro cuadrados muestreados, haciendo un total de 20 cuadrados muestreados por talud.

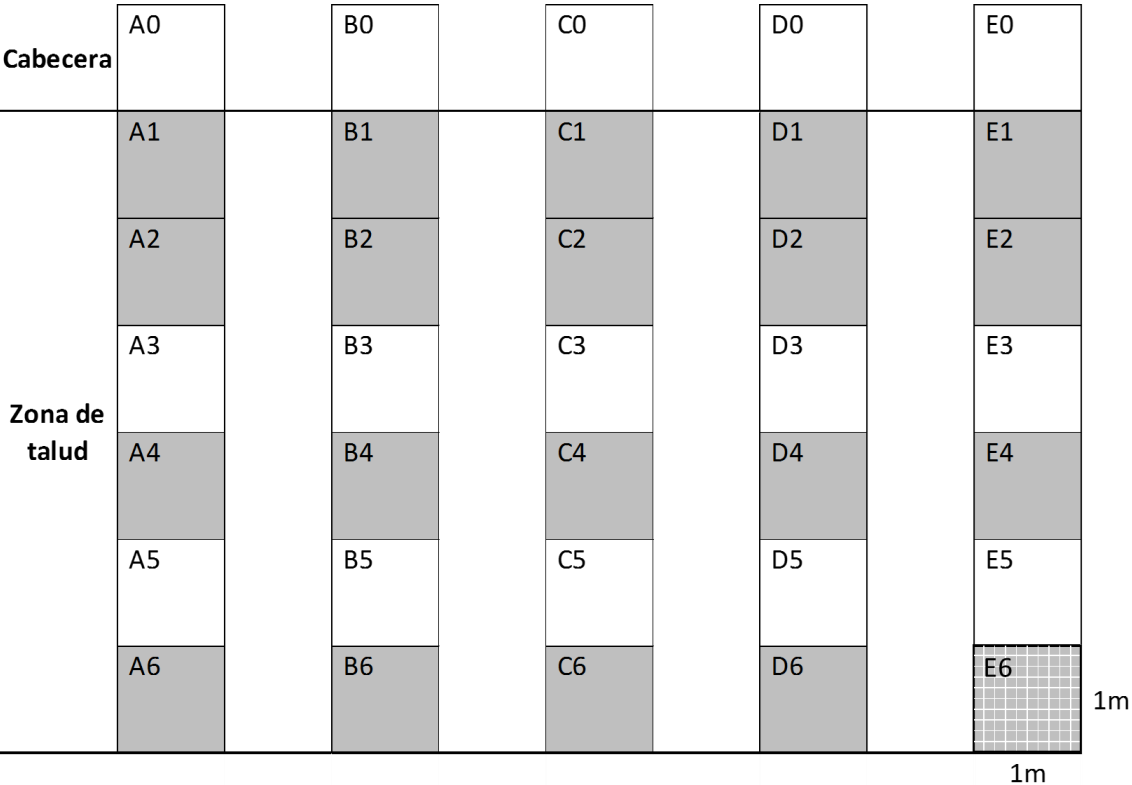


Figura 2. Disposición y nomenclatura de los cuadrados permanentes. Los cuadrados de color gris son los que se muestrean, los de color blanco no son muestreados. En el cuadrado E6 se aprecian los 100 subcuadrados en los que queda subdividido cada cuadrado a la hora de muestrear.

En cada cuadrado muestreado se han medido dos variables. Por una parte, se midió la abundancia de cada especie (variable respuesta). Para ello, se cuantificó la frecuencia de cada especie a partir de los datos presencia-ausencia en los 100 subcuadrados en los que se subdividió cada cuadrado permanente (Figura 2). Con esta subdivisión se consigue una elevada precisión de los datos. El rango de frecuencias para cada especie, en cada cuadrado, puede tomar valores entre 0 y 100, en cada serie se obtienen 4 medidas de la frecuencia de una especie y, en cada talud, se realizan 5 repeticiones (una medición por serie), lo que hace que por cada talud la frecuencia absoluta de cada especie alcance valores comprendidos entre 0 y 2000 subcuadrados. Es importante puntualizar que no se tomaron datos de todas las especies presentes en el talud, únicamente se cuantificaron las especies más representativas de las que se disponía de datos de años previos. Por otra parte, se midió la distancia al límite superior del talud (variable explicativa), pudiendo tener valores de entre 1 a 6 m.

2.2.1. Material empleado y fechas de muestreo

El material empleado consistió en un cuadrante de muestreo de 1x1 m con subdivisiones de 10x10 cm, una cinta métrica, clavos, anillas numeradas, varillas de plástico, estadillos y cámara fotográfica.

Los distintos taludes se estudiaron en días diferentes del verano de 2020, siendo todos ellos días con unas condiciones climáticas adecuadas. El talud de Badostáin se estudió el 17 de julio, el de Idocin A el 24 de julio, Idocin B el 29 de julio y el talud de Gurpegui se estudió entre los días 4 y 5 de agosto.

2.3. Metodología de análisis

Con el fin de describir la relación entre la abundancia de cada especie y la distancia a la zona superior del talud, se han calculado una serie de modelos denominados modelos HOF (Huisman, Olff y Fresco), un conjunto de cinco modelos jerárquicos propuestos por Huisman *et al.* (1993).

Estos modelos están ordenados de manera creciente según la complejidad de la respuesta biológica que describen (Tabla 1; Figura 3). Con este tipo de organización, los modelos HOF resultan una herramienta muy útil y efectiva para conocer la respuesta de las especies a lo largo de un gradiente (Oksanen & Minchin, 2002).

Tabla 1. Descripción del tipo de respuesta biológica que describe cada modelo HOF y sus ecuaciones.

Modelo	Descripción	Ecuación
I	No hay ninguna tendencia significativa en espacio o tiempo;	$y = M (1/(1+e^a))$
II	Tendencia creciente o decreciente en la que el máximo del modelo iguala el límite superior de M (normalmente fuera del rango de distancias estudiado);	$y = M (1/(1+e^{a+bx}))$
III	Tendencia creciente o decreciente en la que el máximo del modelo es inferior al límite superior de M;	$y = M (1/(1+e^{a+bx})) (1/(1+e^c))$
IV	Tendencia creciente y decreciente en la misma intensidad. Curva simétrica (campana de Gauss);	$y = M (1/(1+e^{a+bx})) (1/(1+e^{c-bx}))$
V	Tendencia creciente y decreciente, pero con intensidades diferentes. Curva asimétrica.	$y = M (1/(1+e^{a+bx})) (1/(1+e^{c+dx}))$ siendo b y d se signos opuestos

y: Variable respuesta (abundancia de la especie)

x: Variable explicativa (distancia al límite superior del talud o fuente de diásporas)

a, b, c, d: Parámetros estimados

M: Valor máximo que puede tomar la variable respuesta. En nuestro estudio el valor máximo es 100.

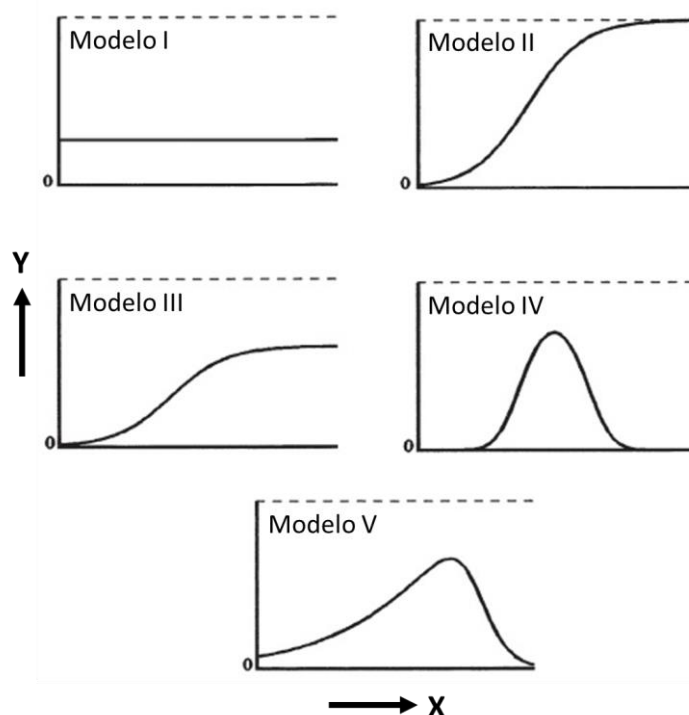


Figura 3. Tendencias que muestran cada uno de los modelos (tomada y modificada de Huisman *et al.* 1993). Siendo “Y” la abundancia de cada especie y “X” la distancia a la fuente de diásporas.

Mediante técnicas de regresión no lineal disponibles en el programa estadístico SPSS para Windows (versión 25.0) se calcularon los parámetros de los modelos (a, b, c, d), así como el coeficiente de determinación R^2 . Este coeficiente se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$R^2 = 1 - (\text{Suma de cuadrados residual} / \text{Suma de cuadrados total})$$

La elección del modelo más representativo de la colonización se realizó teniendo en consideración el ajuste del modelo a los datos (R^2), siendo un incremento algo positivo, y el número de parámetros empleados por el modelo, resultando un incremento algo negativo pues supone un aumento de la complejidad del modelo. Para poder combinar ambos criterios de selección y poder rechazar estadísticamente los modelos más complejos que, aun siendo más adecuados para los datos, no mejoran de manera significativa a los modelos más sencillos, se emplea el estadístico F, cuya fórmula es la siguiente:

$$F = ((R^2_{\text{nueva}} - R^2_{\text{vieja}}) / (1 - R^2_{\text{nueva}})) * ((N-J-K) / K)$$

R^2_{nueva} = valor de R^2 del modelo “nuevo” (el más complejo).

R^2_{vieja} = valor de R^2 del modelo “viejo” (el más sencillo).

N = nº total de observaciones.

J = nº de parámetros estimados en el modelo “viejo”.

J+K = nº de parámetros estimados en el modelo “nuevo”.

Con esta fórmula compararon los 5 modelos HOF dos a dos, realizando un total de 10 comparaciones, mediante las cuales se comprobó si el aumento en el número de parámetros producía una mejora significativa del coeficiente de determinación R^2 . La F obtenida como resultado se comparaba con el valor de F en la tabla de distribución F (F_{tab}) con una $\alpha=0,05$ y N-J-K como grados de libertad. El valor de F_{tab} se corresponde con el valor de corte, de manera que, si el valor obtenido en F era inferior al de F_{tab} , no había una mejora significativa por parte del modelo más complejo y el modelo más adecuado era el modelo más sencillo. Sin embargo, si el valor obtenido en F era superior al de F_{tab} , había una mejora significativa por parte del modelo más complejo, haciéndolo el modelo más adecuado.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Colonización de las especies en función de la distancia a la fuente de diásporas

De manera general, en todas las localidades se detectaron dos tipos principales de modelos de colonización en función a la distancia existente a la cabecera del talud: algunas especies presentaron una tendencia decreciente (modelo II con relación negativa), disminuyendo su abundancia conforme aumenta la distancia, mientras que otras no mostraron ninguna tendencia significativa (modelo I).

El talud de Idocin A presentó dos especies con modelo II (*Genista scorpius* y *Brachypodium retusum*) y tres especies con modelo I (*Dorycnium pentaphyllum*, *Thymus vulgaris* y *Sideritis hirsuta*) (Figura 4).

Por su parte, en el talud de Idocin B se encontraron tres especies con modelo II (*Dorycnium pentaphyllum*, *Genista scorpius* y *Brachypodium pinnatum*) y dos especies con modelo I (*Thymus vulgaris* y *Sideritis hirsuta*) (Figura 5).

En el talud de Badostáin hubo tres especies con modelos II (*Thymus vulgaris*, *Globularia vulgaris* y *Linum suffruticosum*) y cuatro especies con modelo I (*Dorycnium pentaphyllum*, *Linum narbonense*, *Koeleria vallesiana* y *Plantago maritima*) (Figura 6).

Por último, el talud de Gurpegui mostró tres especies con modelo II (*Globularia vulgaris*, *Aphyllanthes monspeliensis* y *Santolina chamaecyparissus*) y cuatro especies con modelo I (*Dorycnium pentaphyllum*, *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius* y *Linum narbonense*) (Figura 7).

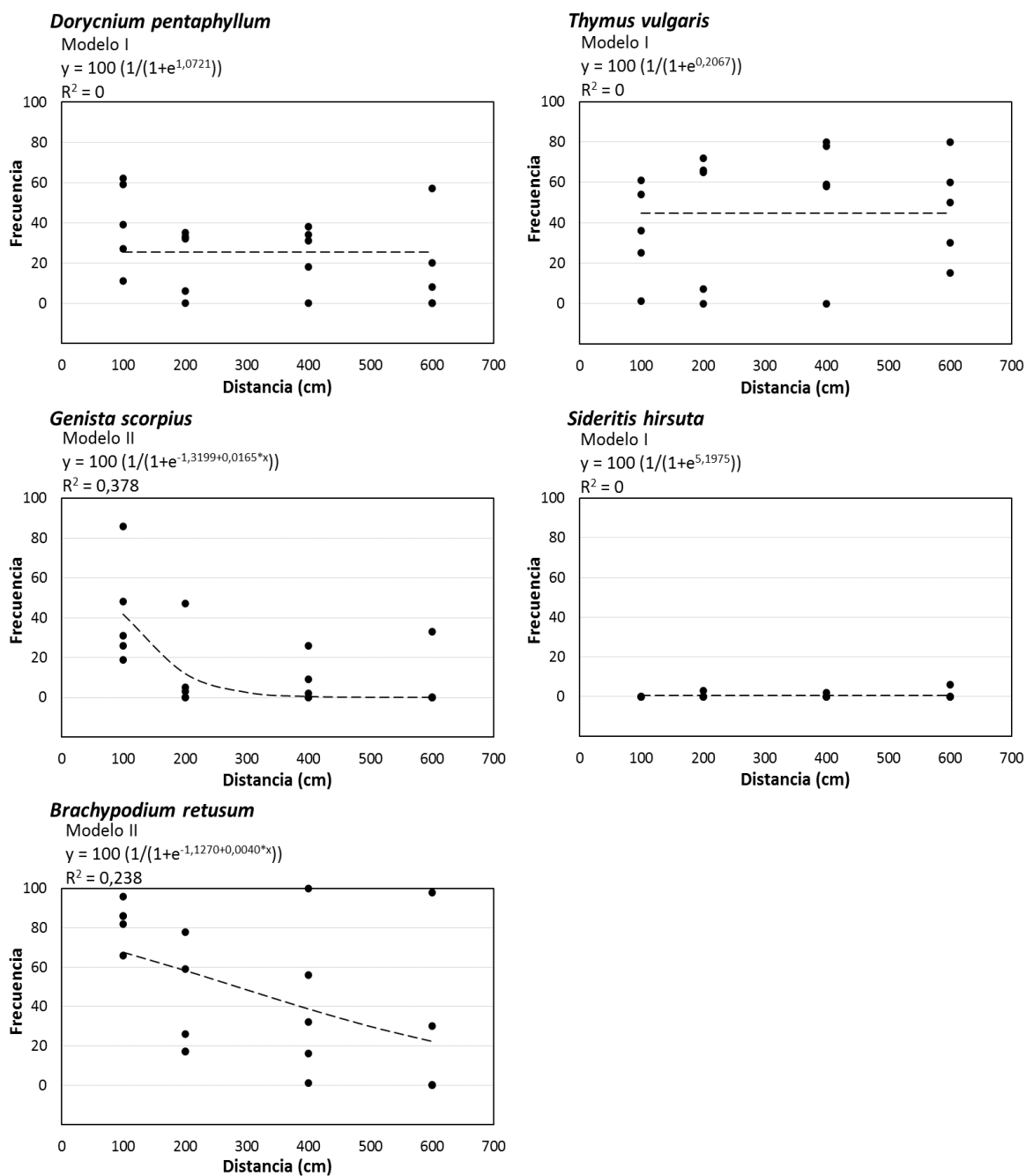


Figura 4. Modelos de colonización de las especies en el talud de Idocin A (2020) en función de la distancia a la cabecera del talud.

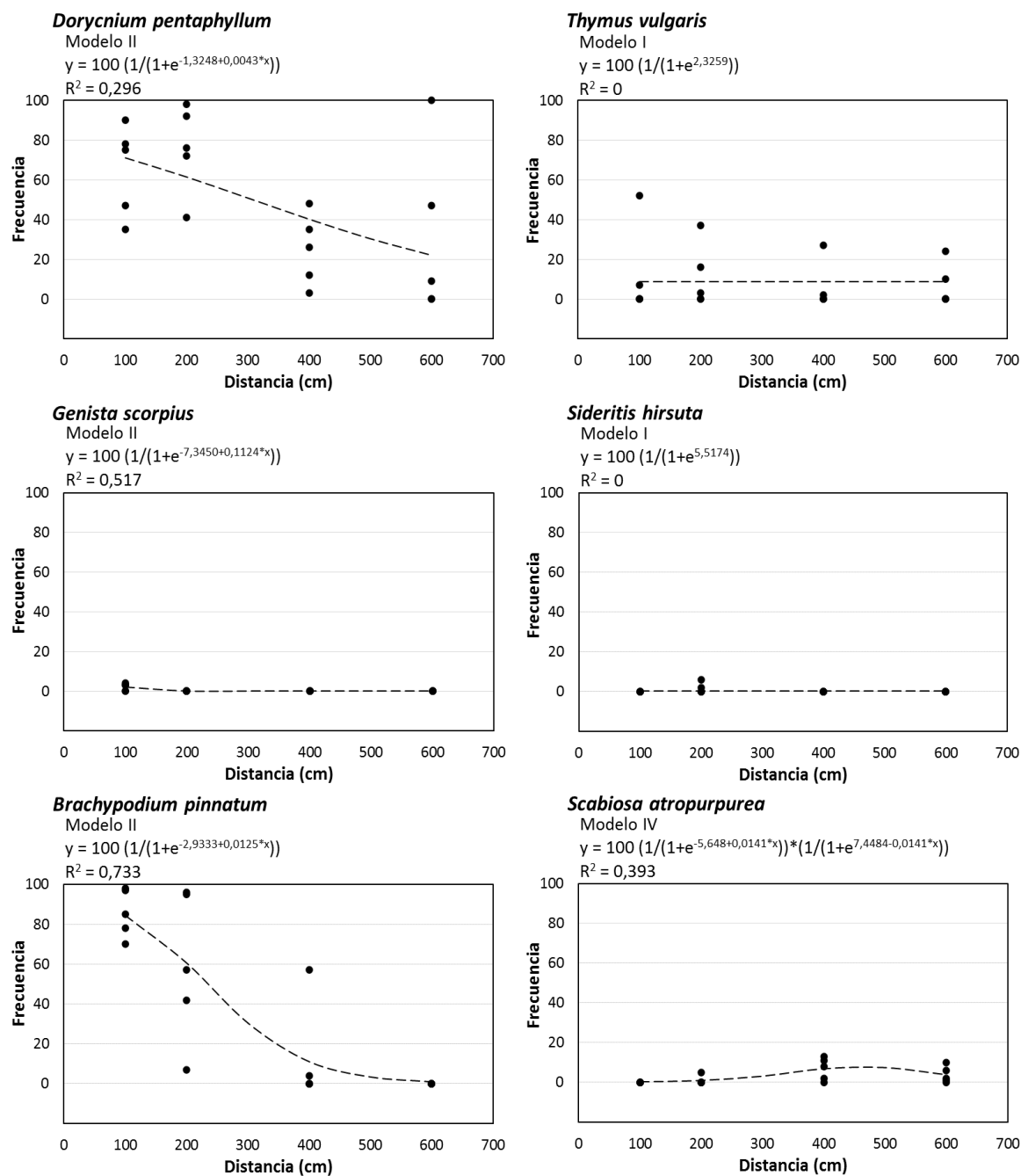


Figura 5. Modelos de colonización de las especies en el talud de Idocin B (2020) en función de la distancia a la cabecera del talud.

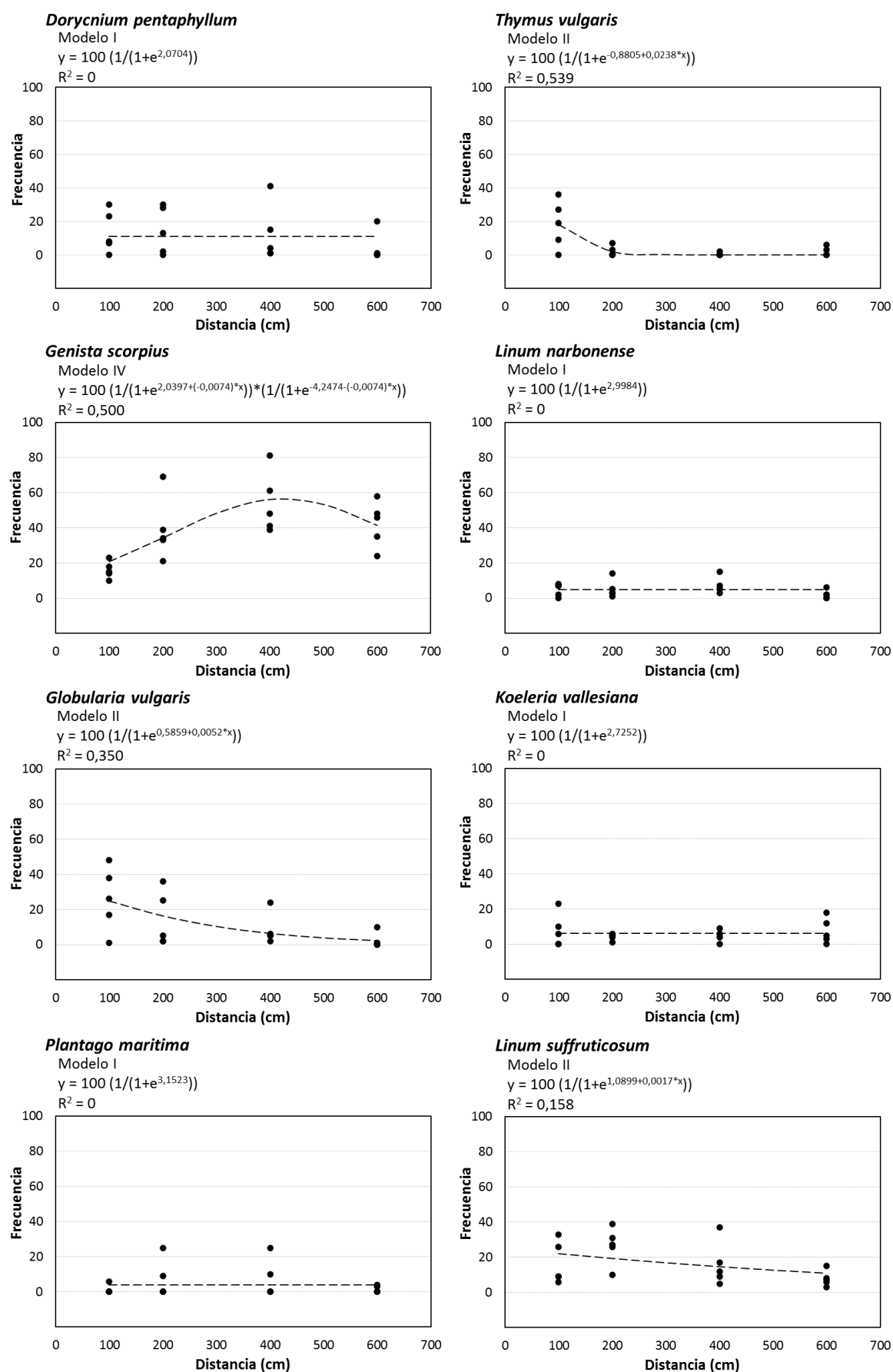


Figura 6. Modelos de colonización de las especies en el talud de Badostáin (2020) en función de la distancia a la cabecera del talud.

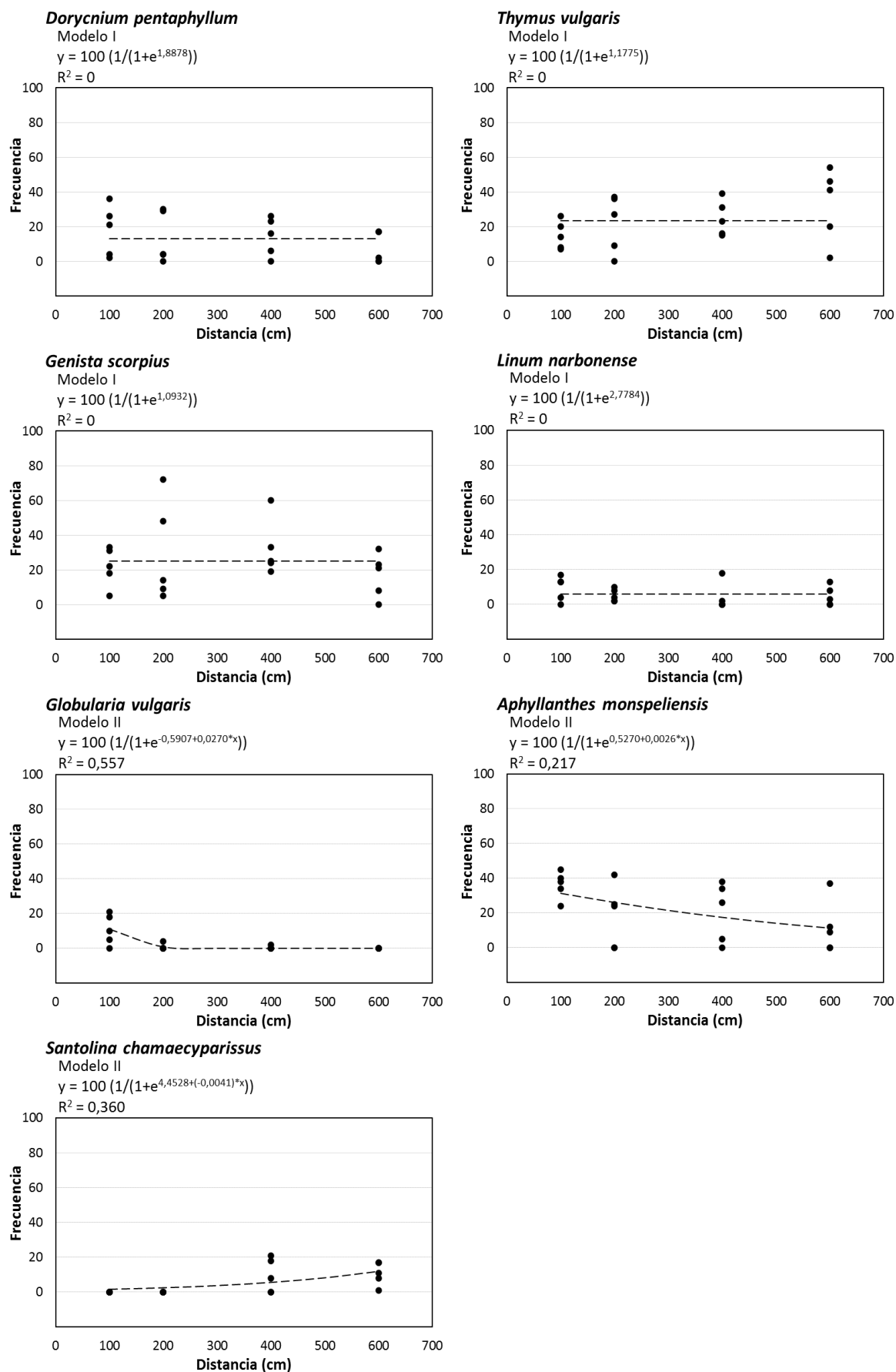


Figura 7. Modelos de colonización de las especies en el talud de Gurpegui (2020) en función de la distancia a la cabecera del talud.

Aquellas especies que presentaron un modelo II con relación negativa, alcanzan su abundancia máxima en la parte superior del talud, la cual disminuye al alejarse de la cabecera. Esto evidencia un gradiente de colonización en el talud, apoyando la hipótesis de que la cabecera del talud actúa como principal fuente de diásporas. Las características de las semillas y su mecanismo de dispersión (Bochet *et al.*, 2007; De la Riva *et al.*, 2011) suponen el principal limitante para su dispersión, de manera que a las semillas se les dificulta llegar hasta la zona baja del talud, donde la colonización está siendo limitada por la disponibilidad de estas (Etxeberria & Ibáñez, 2005).

Por su parte, las especies que mostraron un modelo I podrían llevarnos a pensar que la cabecera del talud no actúe en estos casos como principal fuente de diásporas. Así ocurre con muchas de las especies introducidas a través de la hidrosiembra (*Dorycnium pentaphyllum* y *Thymus vulgaris* en la Figura 4). Sin embargo, en el caso de las especies autóctonas que presentaron este tipo de modelo, parece evidente pensar que la colonización se inicie desde las cabeceras de los taludes. En estos casos, la presencia de estos modelos se puede explicar por la posible saturación de los micrositios disponibles en el talud para ser colonizados como consecuencia de los años transcurridos desde su creación (Etxeberria & Ibáñez, 2005), siendo la disponibilidad de micrositios el factor limitante en la colonización de los taludes.

A pesar de que la mayoría de las especies presentaron modelos II decrecientes y modelos I, hubo tres excepciones a estos patrones generales. En Gurpegui, *Santolina chamaecyparissus* mostraron una tendencia creciente (modelo II con relación positiva), aumentando su abundancia a medida que incrementa la distancia y, en Idocin B y Badostáin, se encontraron dos especies, *Scabiosa atropurpurea* y *Genista scorpius* respectivamente, que presentaron una tendencia creciente y decreciente en la misma intensidad (modelo IV), aumentando su abundancia aproximadamente hasta alcanzar los 4 m de distancia a la cabecera del talud para luego comenzar a disminuirla.

Las especies que presentaron un modelo IV (*Scabiosa atropurpurea* y *Genista scorpius*) y la especie con un modelo II creciente (*Santolina chamaecyparissus*), tampoco apoyan la hipótesis de que la cabecera del talud actúa como principal fuente de diásporas. En estos casos, los valores máximos de abundancia se encontraron entre los 4 y 6 m de distancia a la cabecera del talud. Para explicar la existencia de estos

modelos planteo dos hipótesis. Según la primera de ellas, la erosión superficial, así como otros movimientos de tierra sufridos por los taludes (p.ej., deslizamientos), y el agua de escorrentía habrían arrastrado las semillas hacia partes más inferiores del talud. La otra hipótesis sería que debido a la competencia con otras especies solo las semillas localizadas en esas ubicaciones encontraron micrositios disponibles y adecuados en los que germinar.

Los taludes estudiados están sometidos a condiciones de estrés y perturbaciones de manera constante debido a las adversas condiciones ambientales. Su orientación sur disminuye la cantidad de agua disponible (estrés hídrico) debido a la mayor insolación, desfavoreciendo la germinación (Bochet & García-Fayos, 2004; Bochet *et al.*, 2007; Bochet *et al.*, 2009; Bochet *et al.*, 2010). Además, son taludes con una pendiente pronunciada, esto aumenta la inestabilidad de la superficie (Cano *et al.*, 2002; Kil *et al.*, 2016), dificultando la colonización y facilitando la erosión (Bochet & García-Fayos, 2004; Bochet *et al.*, 2010). Esta erosión, generada por la escorrentía o por deslizamientos, afecta de manera negativa a la colonización al arrastrar las diásporas y arrancar las plántulas (Chambers & MacMahon 1994; García-Fayos & Cerdà, 1997; Grime, 2001; Guerrero-Campo *et al.*, 2008). Estos movimientos de tierra hacia la zona inferior del talud refuerzan la primera hipótesis, en la cual las semillas son transportadas por el suelo y el agua hacia la parte baja del talud, sin embargo, a pesar de que estos fenómenos ocurren en los taludes estudiados, no explicaría por qué en el resto de las especies no ha ocurrido lo mismo.

La segunda hipótesis plantea que estas especies (*Scabiosa atropurpurea*, *Genista scorpius* y *Santolina chamaecyparissus*) germinaron en esas ubicaciones porque eran las únicas zonas del talud con micrositios disponibles y adecuados para ellas. La existencia de estos modelos podría ser resultado de la exclusión competitiva (Valladares *et al.*, 2008; De la Riva *et al.*, 2011). Esta teoría establece que cuanto más similares sean las especies mayor será la competencia por los mismos recursos (Hardin, 1960). Las especies estudiadas tienen unos requerimientos similares en cuanto a luz, agua y nutrientes (Peralta, 2020), por lo que la exclusión competitiva puede considerarse el proceso dominante. La disponibilidad de micrositios depende en cierta medida de la escala espacial (Eriksson & Ehrlén, 1992; Etxeberria & Ibáñez, 2005) y a

escalas espaciales detalladas, como las empleadas en este trabajo, la exclusión competitiva toma mayor importancia (Valladares *et al.*, 2008). La competencia que se produciría entre las especies por los micrositios disponibles a lo largo de todo el talud, podría explicar que algunas especies presenten mayores abundancias en la parte baja del talud, ya que en la zona superior, cercana a la principal fuente de diásporas, la cantidad de semillas es mayor y por consiguiente también lo es la competencia por los micrositios, mientras que en la zona inferior hay menos semillas compitiendo por los micrositios y por tanto las especies que no consiguen germinar en la parte alta, se ven desplazadas hacia la parte baja donde tienen una mayor probabilidad de germinar y sobrevivir.

3.2. Evolución temporal de la colonización en los taludes

En líneas generales, la abundancia de las especies en los distintos taludes va en aumento, algunas con una tendencia claramente ascendente y otras con una tendencia más inestable. Además, en todos los taludes pueden apreciarse especies con un aumento muy visible en su frecuencia absoluta. Estos cambios tan notorios posiblemente se deban principalmente al crecimiento en tamaño de los ejemplares presentes en el talud y no tanto al incremento en el número de individuos que colonizan el talud. A pesar de este aumento de la abundancia, las frecuencias absolutas están lejos de alcanzar el valor máximo posible, que es de 2000 subcuadrados. Las frecuencias máximas alcanzadas en 2020 fueron de 946 para *Brachypodium retusum* en Idocin A, 984 para *Dorycnium pentaphyllum* en Idocin B, 757 para *Genista scorpius* en Badostáin y 502 para *Genista scorpius* en Gurpegui (Tablas 2-5), lo que supone entre un 50 y un 25% del valor máximo posible.

Tabla 2. Resumen de los modelos de colonización obtenidos en los distintos años de estudio en el talud de Idocin A (datos de 2002 tomados de Etcheberria & Ibáñez, 2005; y datos de 2010 tomados de Vedia, 2011).

Especie	Año 2010			Año 2020		
	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	263	I	0	510	I	0
<i>Thymus vulgaris</i>	113	I	0	897	I	0
<i>Genista scorpius</i>	20	II	0,257	335	II	0,378
<i>Sideritis hirsuta</i>	180	II	0,209	11	I	0
<i>Brachypodium retusum</i>	83	II	0,215	946	II	0,238

Tabla 3. Resumen de los modelos de colonización obtenidos en los distintos años de estudio en el talud de Idocin B (datos de 2002 tomados de Etcheberria & Ibáñez, 2005; y datos de 2010 tomados de Vedia, 2011).

Especie	Año 2010			Año 2020		
	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	289	II	0,396	984	II	0,296
<i>Thymus vulgaris</i>	0	-	-	178	I	0
<i>Genista scorpius</i>	0	-	-	10	II	0,517
<i>Sideritis hirsuta</i>	17	II	0,201	8	I	0
<i>Brachypodium pinnatum</i>	18	II	0,268	786	II	0,733
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	48	II	0,237	58	IV	0,393
<i>Brachypodium retusum</i>	0	-	-	0	-	-

Tabla 4. Resumen de los modelos de colonización obtenidos en los distintos años de estudio en el talud de Badostáin (datos de 2002 tomados de Etxeberria & Ibáñez, 2005; y datos de 2010 tomados de Vedia, 2011).

Especie	Año 2002			Año 2010			Año 2020		
	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	64	II	0,489	96	I	0	224	I	0
<i>Thymus vulgaris</i>	5	II	0,652	16	I	0	112	II	0,539
<i>Genista scorpius</i>	130	II	0,202	348	I	0	757	IV	0,500
<i>Linum narbonense</i>	146	II	0,350	36	I	0	95	I	0
<i>Globularia vulgaris</i>	87	II	0,296	69	II	0,200	253	II	0,350
<i>Koeleria vallesiana</i>	18	II	0,244	69	II	0,279	123	I	0
<i>Plantago maritima</i>	45	II	0,318	35	II	0,202	82	I	0
<i>Linum suffruticosum</i>	265	II	0,500	215	II	0,373	335	II	0,158

Tabla 5. Resumen de los modelos de colonización obtenidos en los distintos años de estudio en el talud de Gurpegui (datos de 2002 tomados de Etxeberria & Ibáñez, 2005; y datos de 2010 tomados de Vedia, 2011).

Especie	Año 2002			Año 2010			Año 2020		
	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²	Frecuencia absoluta	Modelo	R ²
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	282	I	0	250	II	0,250	263	I	0
<i>Thymus vulgaris</i>	88	II	0,563	383	I	0	471	I	0
<i>Genista scorpius</i>	164	II	0,237	396	II	0,264	502	I	0
<i>Linum narbonense</i>	123	I	0	63	I	0	117	I	0
<i>Globularia vulgaris</i>	18	II	0,216	29	II	0,539	60	II	0,557
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	180	II	0,226	215	II	0,414	433	II	0,217
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	144	I	0	246	II	0,316	101	II	0,360

La abundancia con la que aparecen las especies en los distintos taludes varía a lo largo del tiempo, tal y como se muestra en la Figura 8, donde se comparan los datos de frecuencia recopilados en este trabajo con las recogidas en 2002 por Etxeberria & Ibáñez (2005) y en 2010 por Vedia (2011).

En el talud de Idocin A, de 2010 a 2020 las especies cuya frecuencia absoluta aumentó fueron *Dorycnium pentaphyllum*, *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius* y *Brachypodium retusum*, mientras que la abundancia de *Sideritis hirsuta* disminuyó (Figura 8a).

En el talud de Idocin B, las especies cuya abundancia aumentó de 2010 a 2020 fueron *Dorycnium pentaphyllum*, *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius*, *Brachypodium pinnatum* y *Scabiosa atropurpurea*, siendo de nuevo la especie *Sideritis hirsuta* la única especie cuya frecuencia absoluta disminuyó (Figura 8b).

En el talud de Badostáin, de 2002 a 2010 las especies cuya abundancia aumentó fueron *Dorycnium pentaphyllum*, *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius* y *Koeleria vallesiana*, mientras que *Linum narbonense*, *Globularia vulgaris*, *Plantago maritima* y *Linum suffruticosum* sufrieron una disminución en su frecuencia absoluta. Del año 2010 al 2020 todas las especies experimentaron un aumento en el número de subcuadrados en el que estaban presentes. Sin embargo, la especie *Linum narbonense* no alcanzó su valor de 2002 cuando el resto de las especies lo sobrepasaron. Por lo tanto, de 2002 a 2020 todas las especies tuvieron un aumento en su abundancia a excepción de *Linum narbonense* (Figura 8c).

En el talud de Gurpegui, las especies cuya frecuencia absoluta aumentó de 2002 a 2010 fueron *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius*, *Globularia vulgaris*, *Aphyllanthes monspeliensis* y *Santolina chamaecyparissus*, en cambio, la abundancia de *Dorycnium pentaphyllum* y *Linum narbonense* disminuyó. Del año 2010 al 2020 en todas las especies se observó un aumento en su frecuencia absoluta a excepción de la especie *Santolina chamaecyparissus*, que experimentó una disminución en el número de subcuadrados en el que estaba presente. No obstante, a pesar de esta subida en la abundancia sufrida de 2010 a 2020, solo las especies *Thymus vulgaris*, *Genista scorpius*, *Globularia vulgaris* y *Aphyllanthes monspeliensis* superaron los valores de frecuencia absoluta alcanzados en 2002, mientras que *Dorycnium pentaphyllum*, *Linum narbonense* y *Santolina chamaecyparissus* se quedaron por debajo de ellos (Figura 8d).

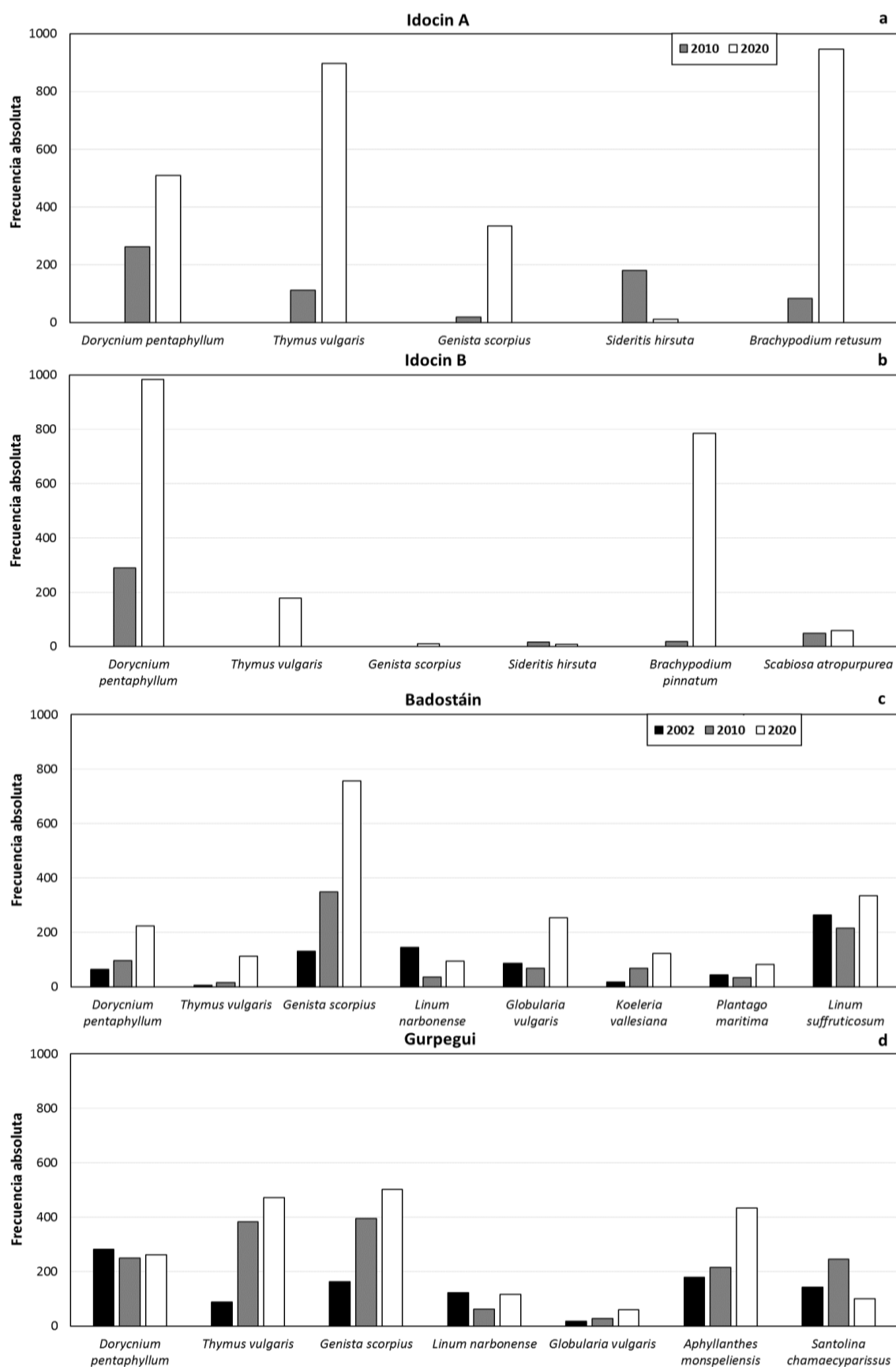


Figura 8. Evolución temporal de la abundancia de las distintas especies en los taludes expresada en el número total de subcuadrados en los que se encuentran presentes las especies, donde el valor máximo posible es 2000 (datos de 2002 tomados de Etxeberria & Ibáñez, 2005; y datos de 2010 tomados de Vedia, 2011).

Este aumento, aunque lento, de la abundancia de las especies puede deberse a un patrón que se observa en los taludes de carretera y otros sitios degradados, donde la capacidad de carga aumenta con el tiempo (Arenas *et al.*, 2015). Este patrón es resultado del establecimiento de especies pioneras tras la creación del talud que modifican las condiciones de los micrositios (Callaway & Walker, 1997; Bellingham *et al.*, 2001; Zanini & Ganade, 2005; Matesanz & Valladares, 2007) al aportar materia orgánica al suelo, lo cual facilita el establecimiento de especies de sucesión tardía (García-Palacios *et al.*, 2011; Jiménez *et al.*, 2011; Arenas *et al.*, 2015). Además, esta vegetación establecida en los primeros años del talud tiene un papel muy importante al proporcionar estabilidad, especialmente con las raíces (Bochet & García-Fayos, 2004), y reducir la erosión (Andrés & Jorba, 2000; Tormo *et al.*, 2006; Matesanz & Valladares, 2007), causada principalmente por el agua, debido a la intercepción de la lluvia (Tromble, 1987; Cabezas *et al.*, 1991; Bochet & García-Fayos, 2004), al aumento de la infiltración de agua en el talud (Cerdà, 1995; Bochet *et al.*, 1999; Bochet & García-Fayos, 2004; Mola *et al.*, 2009) y al frenado de la escorrentía (Thornes, 1985; Sánchez & Puigdefábregas, 1994; Bochet *et al.*, 2000; Bochet & García-Fayos, 2004; Bochet *et al.*, 2009).

Del mismo modo, así como las frecuencias de las especies variaron en los distintos años, también lo hicieron los modelos de colonización resultantes. Con el paso de los años, en los taludes es más probable encontrar especies con una distribución uniforme (modelo I) frente a las especies con una distribución descendente (modelo II) confirmando la hipótesis de que los micrositios favorables para la colonización se van ocupando con el paso de los años. Para poder estudiar estos cambios se han empleado los modelos de colonización obtenidos por Etcheberria & Ibáñez (2005) y por Vedia (2011) (Figuras S1-S6).

Todos los taludes presentaron un aumento en el número de especies que mostraron un modelo I de colonización a la vez que disminuyó la cantidad de especies con un modelo II de colonización. Sin embargo, no ocurre de manera gradual (Tabla 6). En los taludes con una edad de entre 2-3 años la proporción de especies con modelo II y modelo I de colonización fue del 88% y 12% respectivamente. Con una edad de entre 10-14 años las proporciones variaron notablemente, habiendo un 50% de especies con modelo II, un 46% de especies con modelo I y un 4% con modelo IV de colonización. En

los taludes con una edad comprendida entre los 20-22 años las proporciones siguieron una distribución similar siendo el 53% modelo II, el 40% modelo I y el 7% modelo IV. Por último, a la edad de 32 años, un 43% de las especies presentaron el modelo II y el 57% restante mostraron el modelo I de colonización.

Tabla 6. Resumen del número de especies que presentan un determinado modelo de colonización en los distintos años estudiados (datos de 2002 y 2010 interpretados de Etxeberria & Ibáñez, 2005 y de Vedia, 2011 respectivamente).

Talud	Edad del talud (años)	N.º especies modelo II	N.º especies modelo I	N.º especies modelo IV
Idocin A (2010)	2-3	15	2	0
Idocin B (2010)				
Badostáin (2002)				
Idocin A (2020)	10-14	13	12	1
Idocin B (2020)				
Badostáin (2010)				
Gurpegui (2002)	20-22	8	6	1
Badostáin (2020)				
Gurpegui (2010)				
Gurpegui (2020)	32	3	4	0

Estos resultados refuerzan la hipótesis de que especies que presentaban modelos II de colonización se transforman en especies con modelo I con el tiempo. Sin embargo, hay que destacar que, a pesar del aumento de la proporción especies con modelo I de colonización, algunas especies que en años anteriores presentaron este tipo de modelo, con el paso de los años en vez de mantenerlo han retrocedido a un modelo II o IV de colonización, aunque es algo que ocurre con menor frecuencia (Tablas 2-5). Estas variaciones en el tipo de modelo de colonización pueden ser consecuencia de las distintas capacidades de colonización y crecimiento de las especies. Las especies con una buena capacidad de colonización se establecerán en todo el talud rápidamente, dando lugar a modelos I en un tiempo menor. Este tipo de modelos pueden estar acompañados de unos valores bajos de frecuencia, que indicarían un crecimiento lento y poco recubrimiento del talud (p. ej., *Koeleria vallesiana* en Badostáin; Figura 6), o unos valores altos de frecuencia que señalarían un crecimiento rápido y mucho recubrimiento del talud (p. ej., *Thymus vulgaris* en Idocin A; Figura 4). Por otra parte,

los modelos II y IV de colonización se corresponderían a especies con una peor capacidad de colonización, las cuales se establecen más lentamente. De igual modo, estos modelos pueden estar acompañados de unos valores bajos de frecuencia (p. ej., *Globularia vulgaris* en Gurpegui; Figura 7), o unos valores altos de frecuencia (p. ej., *Brachypodium pinnatum* en Idocin B; Figura 5).

A pesar de que los resultados obtenidos parecen indicar que la disponibilidad de diásporas y de micrositios son los principales limitantes en la colonización de los taludes, el hecho de que algunas especies regresen a un modelo II de colonización habiendo mostrado con anterioridad un modelo I, parece indicar que hay algún otro factor que condiciona la colonización. Ese factor podría corresponder a las condiciones abióticas. De hecho, en la literatura científica existe un debate abierto sobre esta cuestión. Quienes apoyan la idea de que las condiciones abióticas son el principal factor limitante para la colonización, remarcan que la llegada de semillas al talud no asegura que la colonización sea exitosa (Tormo *et al.*, 2006). Por ejemplo, los suelos erosionados contienen un banco de semillas abundante y diverso, pero estas no colonizan (García-Fayos *et al.*, 1995; Vedia, 2011), pues la erosión supone un obstáculo para la colonización (Bochet & García-Fayos, 2004). Estos autores plantean que la condición del suelo (Tormo *et al.*, 2006; Bochet *et al.*, 2007) y la disponibilidad de agua (García-Fayos *et al.*, 2000; Guàrdia *et al.*, 2000; Bochet *et al.*, 2009) sean los principales factores limitantes de la colonización en los taludes de carretera. Por otro lado, numerosos trabajos apoyan que la disponibilidad de diásporas y de micrositios son los principales limitantes de la colonización (del Moral & Wood, 1993; Kirmer & Mahn, 2001; Novák & Prach, 2003; Bochet *et al.*, 2007; Mola *et al.*, 2009) ya que sin disponibilidad de diásporas y lugares adecuados para su germinación no tendría lugar la colonización en los taludes.

Conociendo ambos puntos de vista y viendo los resultados obtenidos en este trabajo, parece más acertada la idea de que ambos factores (condiciones abióticas y disponibilidad de diásporas y micrositios) son cruciales en la colonización de los taludes. Unas buenas condiciones abióticas aumentan la oportunidad de reclutamiento en relación con la disponibilidad de micrositios (Jiménez *et al.*, 2011). Estas buenas condiciones determinan la fertilidad del micrositio (Jiménez *et al.*, 2011) al condicionar

la disponibilidad de agua, los parámetros fisicoquímicos, los recursos de nutrientes (Bochet & García-Fayos, 2004; Münzbergová, 2004; de la Riva *et al.*, 2011; Arenas *et al.*, 2017) y las interacciones bióticas (García-Palacios *et al.*, 2011; de la Riva *et al.*, 2011; Arenas *et al.*, 2017). Es decir, el establecimiento de la vegetación en los taludes de carretera está limitado por la calidad de los micrositios adecuados para el reclutamiento (Münzbergová & Herben, 2005; Mola *et al.*, 2009), siendo necesaria la disponibilidad de diásporas y unas buenas condiciones abióticas.

CONCLUSIONES

La mayoría de las especies estudiadas en los taludes presentaron una colonización decreciente o uniforme a lo largo del talud.

Con el paso de los años, la abundancia de las especies aumenta, pero lo hace muy lentamente y alcanza valores bajos en comparación con el máximo posible. A su vez, el número de especies que muestran un modelo de colonización uniforme también aumenta. Estos cambios son resultado de las distintas capacidades de colonización y del crecimiento de las especies.

Con el establecimiento de la vegetación en los taludes de carretera las condiciones de los micrositios mejoran y se proporciona estabilidad al suelo.

La colonización de los taludes no depende únicamente de la disponibilidad de semillas y de la disponibilidad de micrositios, las condiciones abióticas también son cruciales. Para que un talud sea colonizado primero debe haber semillas que lleguen de la cabecera del talud, segundo en este talud debe haber micrositios adecuados para que estas semillas germinen, tercero la vegetación debe sobrevivir y establecerse dando lugar a un aumento de la frecuencia debido al incremento de individuos, y por último los individuos establecidos crecerán y a medida que recubren el talud se producirá un aumento de la abundancia de las especies.

Finalmente, los datos recogidos para este trabajo proporcionan evidencias de que con el paso del tiempo la limitación por la disponibilidad de micrositios adquiere importancia dando lugar a una mayor proporción de especies con un modelo uniforme de colonización, no obstante, sería necesario tener un mayor número de datos y una mayor cantidad de taludes de desmonte donde estudiar la colonización para poder asegurarlo. También, sería interesante estudiar una mayor cantidad de especies, pues la baja frecuencia que presentan algunas de las especies empleadas pueden haber alterado los resultados. Además, en todos los taludes estudiados se había llevado a cabo una hidrosiembra que puede haber afectado la colonización de las especies estudiadas y en consecuencia los resultados. Por lo tanto, sería recomendable hacer más trabajos de este tipo que incluyan más especies y más taludes, de ser posible no hidrosembrados, para obtener resultados más concluyentes.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R., Maes, W., November, E., Behailu, M., Poesen, J., Deckers, J., Hermy, M., Muys, B. 2006. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* 65: 61-70.
- Alborch, B., García-Fayos, P., Bochet, E. 2003. Estimación de los filtros ecológicos que controlan la colonización de taludes de carretera a partir del estudio del banco de semillas del suelo. *Ecología* 17: 65-75.
- Andrés, P., Jorba, M. 2000. Mitigation strategies in some motorway embankments (Catalonia, Spain). *Restoration Ecology* 8: 268-275.
- Andrés, P., Zapater, V., Pamplona, M. 1996. Stabilization of motorway slopes with herbaceous cover, Catalonia, Spain. *Restoration Ecology* 4: 51-60.
- Arenas, J.M., Escudero, A., Magro, S., Balaguer, L., Casado M.A. 2015. Woody colonization of road embankments: A large spatial scale survey in central Spain. *Landscape and Urban Planning* 141: 52-58.
- Arenas, J.M., Lázaro-Lobo, A., Mola, I., Escudero, A., Casado, M.A. 2017. The influence of site factors and proximity of adjacent vegetation on tree regeneration into roadslopes. *Ecological Engineering* 101: 120-129.
- Aronson, J., Floret, C., LeFloc'h, E., Ovalle, C., Pontanier, R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Baeten, L., Velghe, D., Vanhellemont, M., de Frenne, P., Hermy, M., Verheyen, K. 2010. Early trajectories of spontaneous vegetation recovery after intensive agricultural land use. *Restoration Ecology* 18: 379-386.
- Bakker, J.P. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 7: 147-156.
- Balaguer, L. 2002. Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. *Ecosistemas* 11: 72-82.
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwartz, M.W. 1999. Succession. En: *Terrestrial Plant Ecology*, pp. 268-302. Benjamin Cummings, Nueva York, Estados Unidos.
- Bazzaz, F.A. 1996. *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Bochet, E., García-Fayos, P. 2004. Factors Controlling Vegetation Establishment and Water Erosion on Motorway Slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166-174.

- Bochet, E., García-Fayos, P., Poesen, J. 2009. Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 34: 1758-1771.
- Bochet, E., García-Fayos, P., Tormo, J. 2007. Road Slope Revegetation in Semiarid Mediterranean Environments. Part I: Seed Dispersal and Spontaneous Colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- Bochet, E., García-Fayos, P., Tormo, J. 2010. How can we control erosion of roadslopes in semiarid mediterranean areas? Soil improvement and native plant establishment. *Land Degradation and Development* 21: 110-121.
- Bochet, E., Poesen, J., Rubio, J.L. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 25: 847-867.
- Bochet, E., Rubio, J.L., Poesen, J. 1999. Modified topsoil islands within a patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* 38: 23-44.
- Brindle, F.A. 2003. Use of Native Vegetation and Biostimulants for Controlling Soil Erosion on Steep Terrain. *Transportation Research Record* 1819: 203-209.
- Brofas, G., Varelides, C. 2000. Hydro-seeding and mulching for establishing vegetation on mining spoils in Greece. *Land Degradation and Development* 11: 375-382.
- Cabezas, J., Vaquero, P., Escudero, J.C. 1991. Valoración de las lluvias interceptadas por especies de matorral dotadas de distintas estrategias estructurales. *Ecología* 5: 163-171.
- Callaway, R.M., Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Cano, A., Navia, R., Amezaga, I., Montalvo, J. 2002. Local topoclimate effect on short-term cutslope reclamation success. *Ecological engineering* 18: 489-498.
- Cerdà, A. 1995. *Factores y variaciones espacio-temporales de la infiltración en los ecosistemas mediterráneos*. Monografías Científicas, Nº. 5, Geoforma Ediciones, Logroño, España.
- Cerdà, A., García-Fayos, P. 1997. The influence of slope angle on sediment, water and seed losses on badland landscapes. *Geomorphology* 18: 77-90.
- Cerdà, A., García-Fayos, P. 2002. The influence of seed size and shape on their removal by water erosion. *Catena* 48: 293-301.
- Chambers, J.C., MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed System. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-92.
- Choi, Y.D. 2007. Restoration ecology to the future: A call for new paradigm. *Restoration Ecology* 15: 351-353.

- Cramer, V.A., Hobbs, R.J. 2007. *Old Fields: Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*. Island Press, Washington, Estados Unidos.
- de Bello, F., Valencia, E., Ward, D., Hallet, L. 2020. Why we still need permanent plots for vegetation science. *Journal of Vegetation Science* 31: 679-685.
- de la Riva, E.G., Casado, M.A., Jiménez, M.D., Mola, I., Costa-Tenorio, M., Balaguer, L. 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. *Journal of Vegetation Science* 22: 292-302.
- del Moral, R., Wood, D.M. 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science* 4: 223-234.
- de Ona, J., Osorio, F. 2006. Application of sludge from urban wastewater treatment plants in roads' embankments. *Journal of Hazardous Materials* 131: 37-45.
- Eriksson, O., Ehrlén, J. 1992. Side and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Etcheberria, M., Ibáñez, R. 2005. Colonización espontánea de taludes de desmonte sobre margas en Navarra: establecimiento y fuente de diásporas. *Publicaciones de Biología, Universidad de Navarra, Serie Botánica* 16: 53-70.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.H.R., Heanue, K., Jones J.A., Swanson, F.J., Turrentine, T.H., Winter, T.H.C. 2003. *Road Ecology. Science and Solutions*. Island Press, Washington, Estados Unidos.
- García-Palacios, P., Bowker M.A., Maestre, F.T., Soliveres, S., Valladares, F., Papadopoulos, J., Escudero, A. 2011. Ecosystem development in roadside grasslands: biotic control, plant-soil interactions, and dispersal limitations. *Ecological Applications* 21: 2806-2821.
- García-Fayos, P., Cerdà, A. 1997. Seed losses by surface wash in degraded Mediterranean environments. *Catena* 29: 73-83.
- García-Fayos, P., Cerdà, A., Recatalá, T., Calvo, A. 1995. Seed population dynamics on badland slopes in SE Spain. *Journal of Vegetation Science* 6: 691-696.
- García-Fayos, P., García-Ventoso, B., Cerdà, A. 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 77-86.
- García-Fayos, P., Gasque, M. 2006. Seed vs microsite limitation for seedling emergence in the perennial grass *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Acta Oecologica* 30: 276-282.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2ª ed. Wiley, Chichester, Reino Unido.

- Guàrdia, R., Gallart, F., Ninot, J.M. 2000. Soil seed bank and seedling dynamics in badlands of the Upper llobregat Basin (Pyrenees). *Catena* 40: 189-202.
- Guerrero-Campo, J., Montserrat-Martí, G. 2000. Effects of soil erosion on the floristic composition of plant communities on marl in northeast Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 329-336.
- Guerrero-Campo, J., Palacio, S., Montserrat-Martí, G. 2008. Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion. *Journal of Vegetation Science* 19: 457-464.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131: 1292-1297.
- HarperLore, B.L. 1996. Using native plants as problem-solvers. *Environmental Management* 20: 827-830.
- Huisman, J., Olff, H., Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4: 37-46.
- Ibañez, R. 1998. *Estudio de la revegetación en taludes de carreteras. Experiencias en el noroeste de Navarra durante un periodo de tres años*. Tesis de doctorado, Universidad de Navarra, España.
- Jiménez, M.D., Ruiz-Capillas, P., Mola, I., Pérez-Corona, E., Casado, M.A., Balaguer, I. 2011. Soil development at the roadside: a case study of a novel ecosystem. *Land Degradation and Development* 24: 564-574.
- Kil, S.-H., Lee, D.K., Kim, J.-H., Li, M.-H., Newman, G. 2016. Utilizing the Analytic Hierarchy Process to Establish Weighted Values for Evaluating the Stability of Slope Revegetation based on Hydroseeding Applications in South Korea. *Sustainability* 8: 58-75.
- Kirmer, A., Mahn, E.G. 2001. Spontaneous and initiated succession on unvegetated slopes in the abandoned lignite-mining area of Goitsche, Germany. *Applied Vegetation Science* 4: 19-27.
- Koniak, G., Noy-Meir, I. 2009. A hierarchical, multi-scale, management-responsive model of Mediterranean vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 220: 1148-1158.
- Lázaro Suau, R. 1995. *Relaciones entre vegetación y geomorfología en el área acaravada del Desierto de Tabernas*. Tesis de doctorado, Estación Experimental de Zonas Áridas, Almería, España.
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., González, A. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Loidi, J., Biurrun, I., Campos, J.A., García-Mijangos, I., Herrera, M. 2011. *La vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Leyenda del mapa de series de vegetación a escala 1:50.000*. Edición Universidad del País Vasco, España (edición electrónica).

- Loreau, M. 1998. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 33-38.
- Luken, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman and Hall, Nueva York, Estados Unidos.
- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., Fischer, J. 2006. Stretch goals and backcasting: Approaches for overcoming barriers to large-scale ecological restoration. *Restoration Ecology* 14: 487-492.
- Matesanz, S., Valladares, F. 2007. Improving revegetation of gypsum slopes is not a simple matter of adding native species: Insights from a multispecies experiment. *Ecological engineering* 30: 67-77.
- Matesanz, S., Valladares, F., Tena, D., Costa-Tenorio, M., Bote, D. 2006. Early Dynamics of Plant Communities on Revegetated Motorway Slopes from Southern Spain: Is Hydroseeding Always Needed? *Restoration Ecology* 14: 297-307.
- Merlin, G., Di-Gioia, L., Goddon, C. 1999. Comparative study of the capacity of germination and of adhesion of various hydrocolloids used for revegetalization by hydroseeding. *Land Degradation and Development* 10: 21-34.
- Mitchley, J., Buckley, G.P., Helliwell, D.R. 1996. Vegetation establishment on chalk marl spoil: The role of nurse grass species and fertiliser application. *Journal of Vegetation Science* 7: 543-548.
- Mola, I., Jiménez, M.D., López-Jiménez, N., Casado, M.A., Balaguer, L. 2009. Roadside Reclamation Outside the Revegetation Season: Management Options under Schedule Pressure. *Restoration Ecology* 19: 83-92.
- Münzbergová, Z. 2004. Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854-867.
- Münzbergová, Z., Herben, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat, and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145: 1-8.
- Myster, R.W. 2008. *Post-agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Novák, J., Prach, K. 2003. Vegetation succession in basalt quarries: Pattern on a landscape scale. *Applied Vegetation Science* 6: 111-116.
- Oksanen, J., Minchin, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling* 157: 119-129.
- Parker, V.T. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* 5: 301-306.
- Peralta, J. 2010. *Vegetación Potencial de Navarra 1:25.000. Memoria y mapa*. Informes Técnicos, Sección de Evaluación de Recursos Agrarios. Departamento de Desarrollo Rural y Medio Ambiente, Gobierno de Navarra, España.

- Peralta, J. 2020. *Mapa de Vegetación Potencial de Navarra 1:25.000*. Recuperado el 9 de octubre de 2020, de Departamento de Desarrollo Rural y Medio Ambiente del Gobierno de Navarra. Disponible en: http://www.cfnavarra.es/agricultura/informacion_agraria/MapaCultivos/htm/index.htm
- Peters, D.P.C., Lugo, A.E., Chapin, F.S., Pickett S.T.A., Duniway, M., Ocha, A.V.R., Swanson, F.J., Laney, C., Jones, J. 2011. Cross-system comparisons elucidate disturbance complexities and generalities. *Ecosphere* 2: art 81.
- Petersen, S.L., Roundy, B.A., Bryant, R.M. 2004) Revegetation methods for high-elevation roadsides at Bryce Canyon National Park, Utah. *Restoration Ecology* 12: 248-257.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J. 2013. Vegetation Dynamics. En: van der Maarel, E. & Franklin, J. (eds) *Vegetation Ecology*, 2ª ed, pp. 107-140. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido.
- Rivas-Martínez, S. (1987) *Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. Escala 1:400.000*. ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, España.
- Sánchez, G., Puigdefábregas, J. 1994. Interactions between plant growth and sediment movement in semi-arid slopes. *Geomorphology* 9: 243-260.
- Shipley, B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure: Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Smith, T.M., Smith, R.L. 2007. *Ecología*, 6ª ed. Pearson Education, S.A., Madrid, España.
- Snelder, D.J., Bryan, R.B. 1995. The use of rainfall simulation tests to assess the influence of vegetation density on soil loss on degraded rangelands in the Baringo district Kenya. *Catena* 25: 105-116.
- Stearns, F., Likens, G.E. 2002. One hundred years of recovery of a pine forest in northern Wisconsin. *The American Midland Naturalist* 148: 2-19.
- Thornes, J.B. 1985. The ecology of erosion. *Geography* 70: 222-236.
- Thornes, J.B. 1990. *Vegetation and erosion: processes and environments*. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido.
- Tormo, J., Bochet, E., García-Fayos P. 2006. Is seed availability enough to ensure colonization success? An experimental study in road embankments. *Ecological Engineering* 26: 224-230.
- Tromble, J.M. 1987. Water interception by two arid land shrubs. *Journal of Arid Environments* 15: 65-70.
- Tsuyuzaki, S., Titus, J. 1996. Vegetation development patterns in erosive areas on the Pumice Plains of Mount St. Helens. *The American Midland Naturalist* 135: 172-177.
- Valladares F., Balaguer, L., Mola, I., Escudero. A., Alfaya, V. 2011. *Restauración ecológica de áreas afectadas por infraestructuras de transporte. Bases científicas para soluciones técnicas*. Fundación Biodiversidad, Madrid, España.

- Valladares, F., Tena, D., Matesanz, S., Bochet, E., Balaguer, L., Costa-Tenorio, M., Tormo, J., García-Fayos, P. 2008. Functional traits and phylogeny: What is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Journal of Vegetation Science* 19: 381-392.
- Vedia, I. 2011. La disponibilidad de diásporas limita el inicio de la colonización vegetal en taludes de desmonte. Proyecto de Investigación Licenciatura en Biología, Universidad de Navarra, España.
- Walker, L.R., del Moral, R. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Willson, M.F., Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M. (ed) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2ª ed, pp. 85-110. CABI Publishing, Nueva York, Estados Unidos.
- Zanini, L., Ganade, G. 2005. Restoration of araucaria forest: the role of perches, pioneer vegetation, and soil fertility. *Restoration Ecology* 13: 507-514.

ANEXO

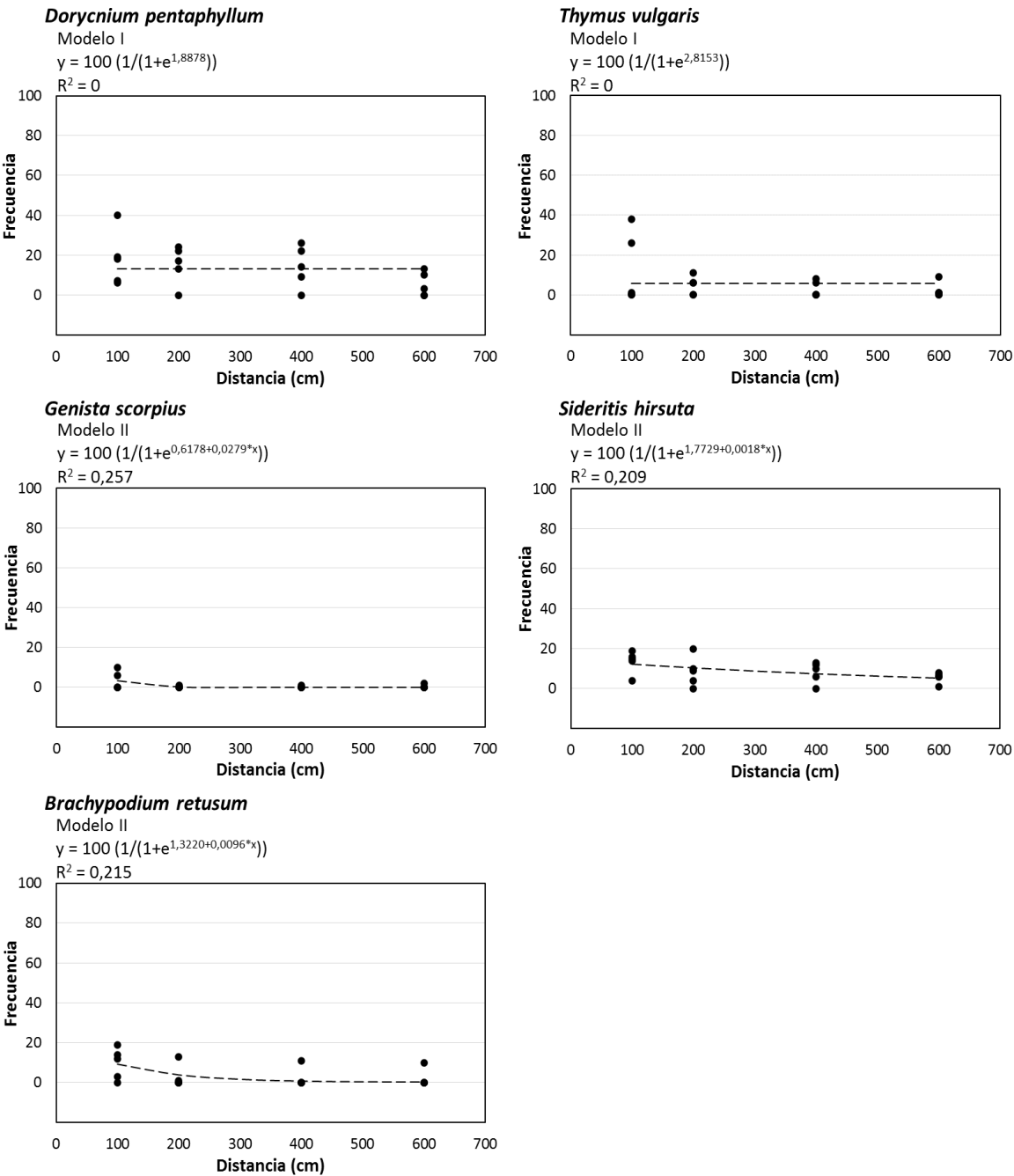


Figura S1. Modelos de colonización de las especies en el talud de Idocin A (2010) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Vedia, 2011).

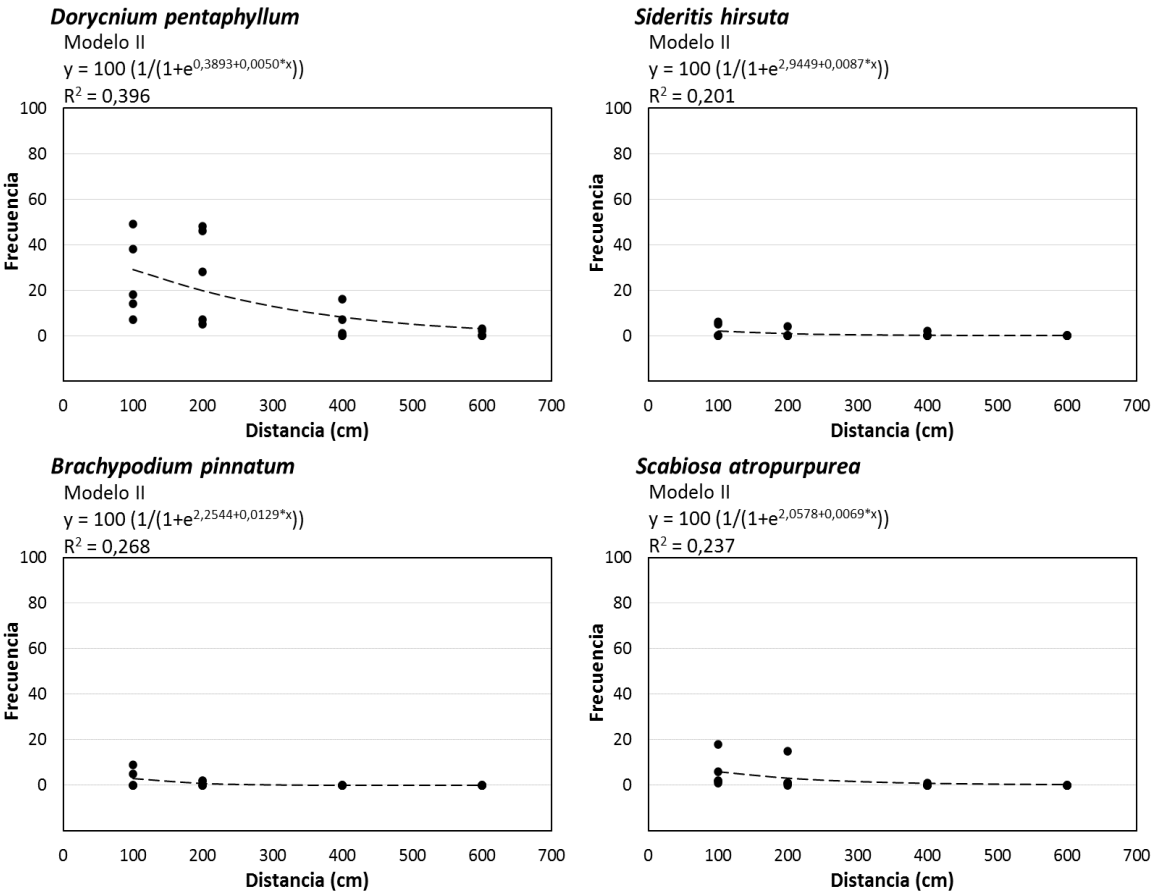


Figura S2. Modelos de colonización de las especies en el talud de Idocin B (2010) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Vedia, 2011).

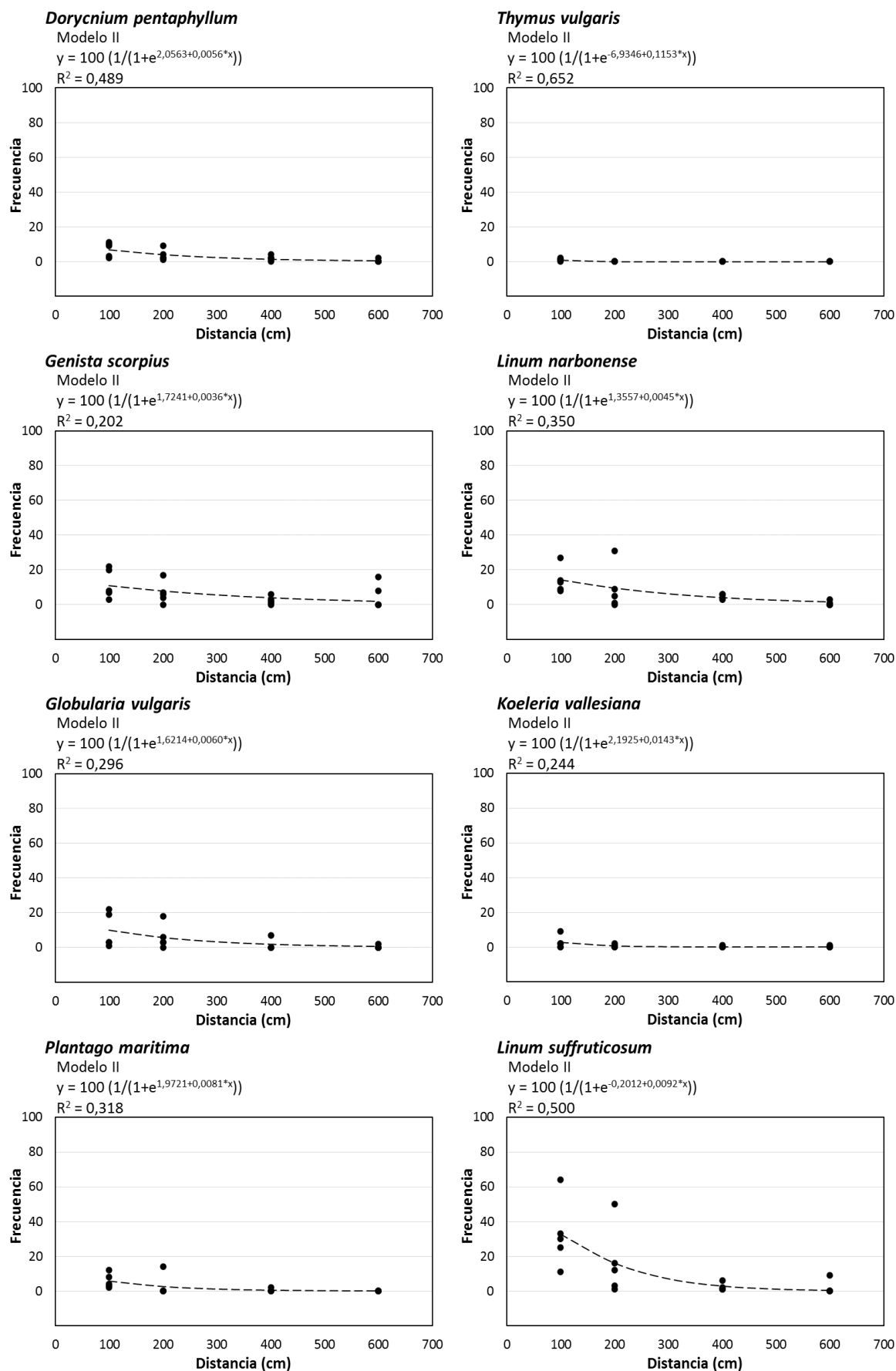


Figura S3. Modelos de colonización de las especies en el talud de Badostáin (2002) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Etxeberria & Ibáñez, 2005).

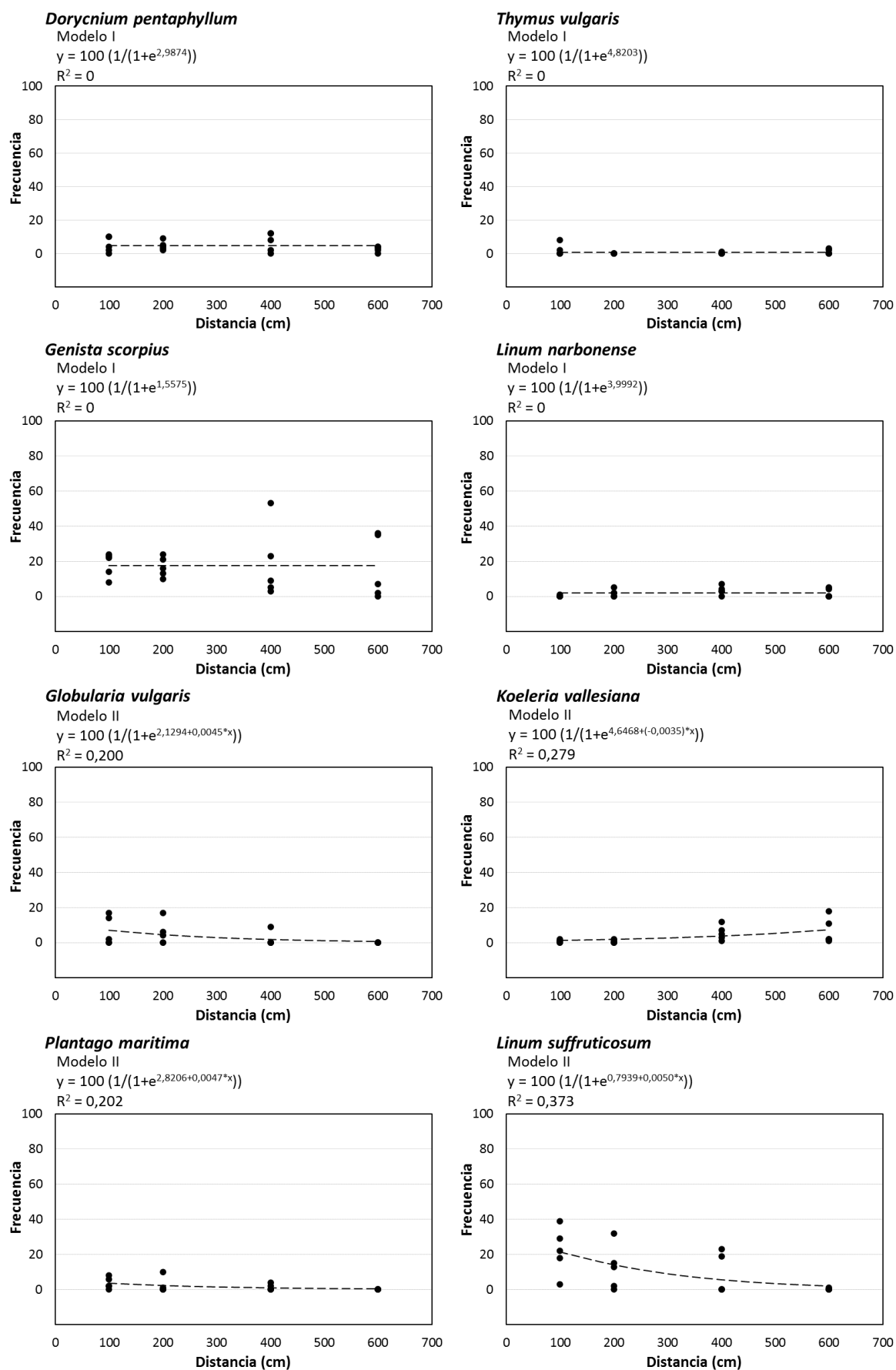


Figura S4. Modelos de colonización de las especies en el talud de Badostáin (2010) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Vedia, 2011).

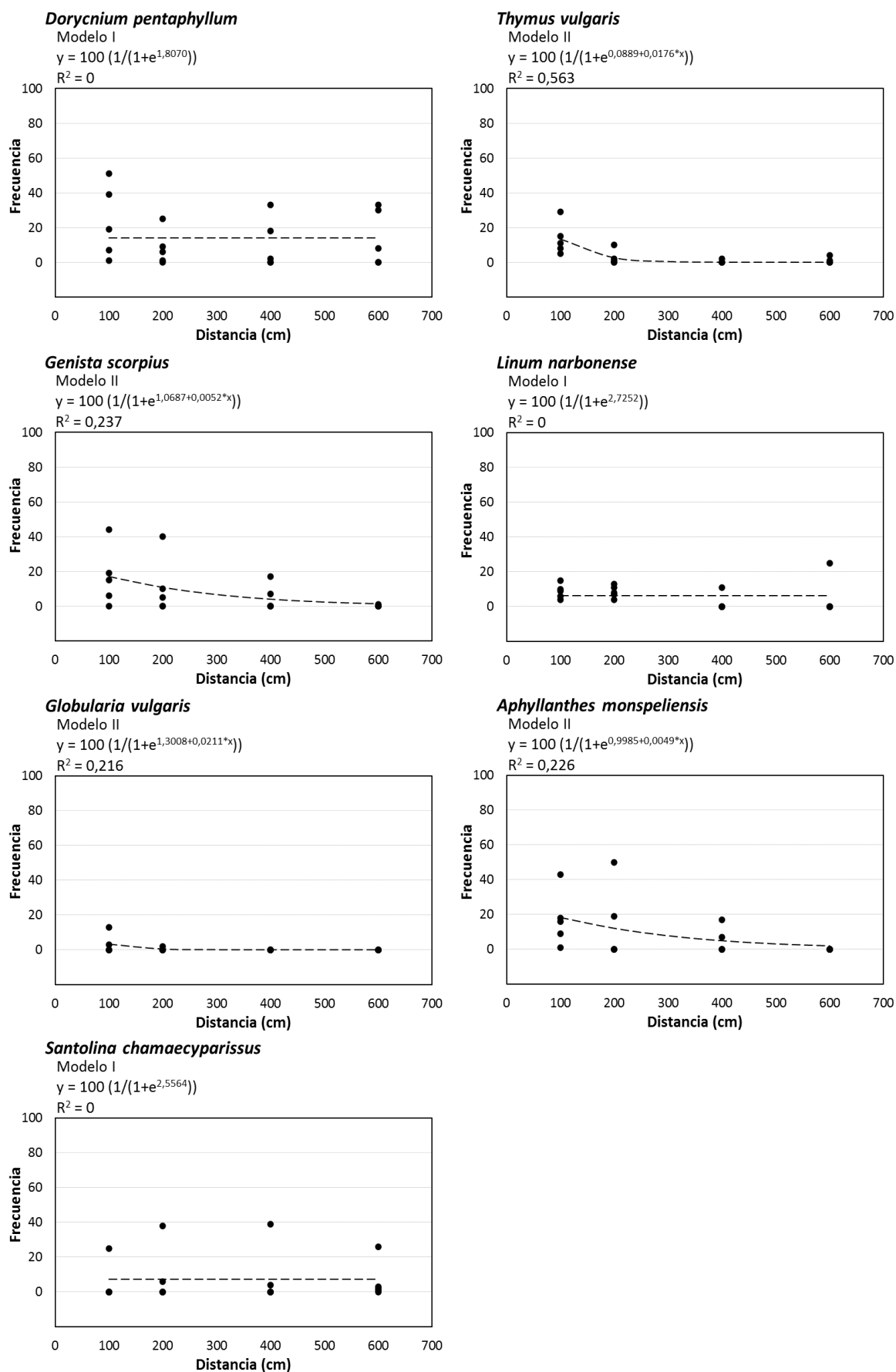


Figura S5. Modelos de colonización de las especies en el talud de Gurpegui (2002) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Etxeberría & Ibáñez, 2005).

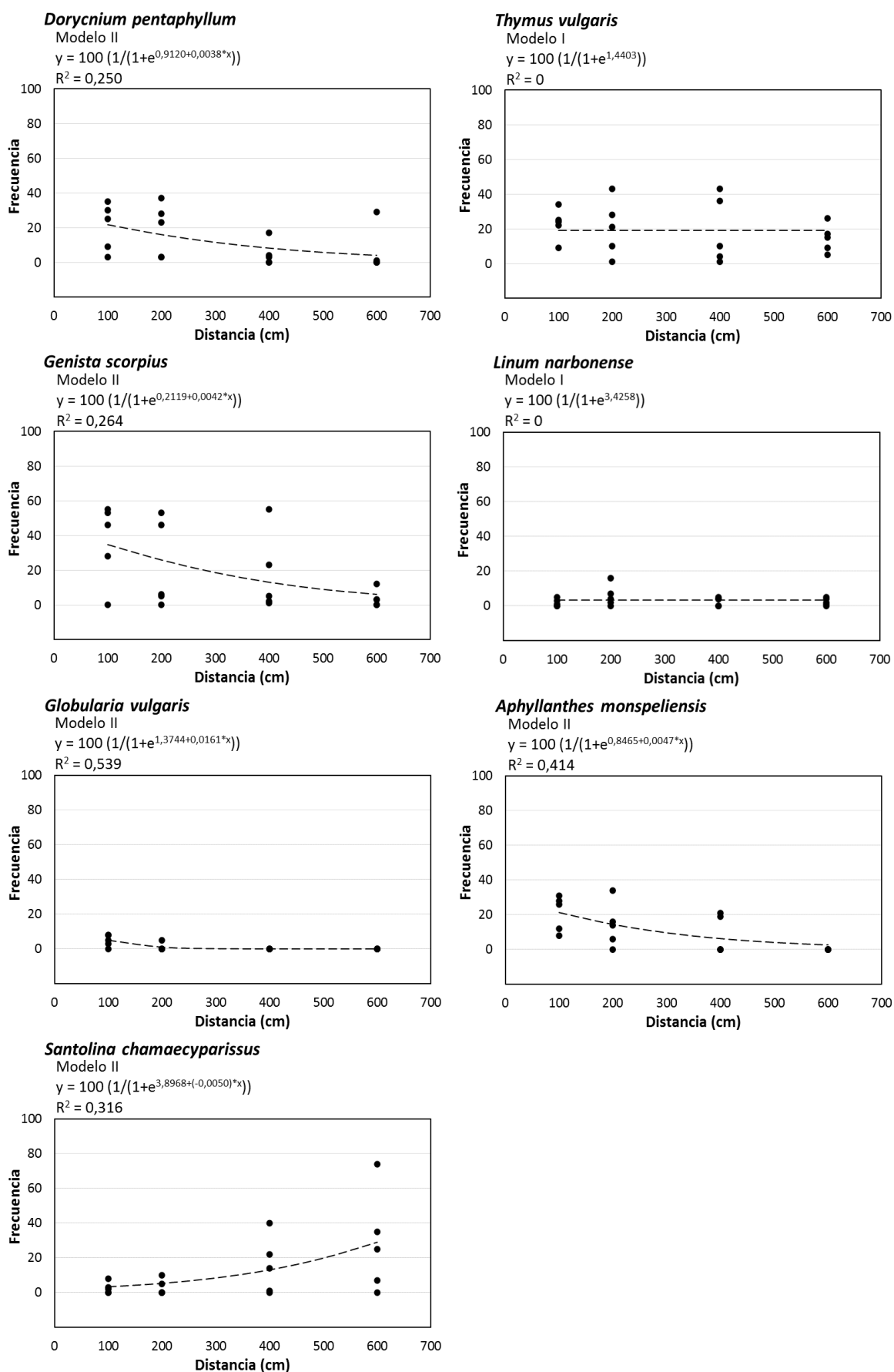


Figura S6. Modelos de colonización de las especies en el talud de Gurpegui (2010) en función de la distancia a la cabecera del talud (modificado de Vedia, 2011).